Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Kiemen und Pseudobranchie der Goldorfe (Leuciscus idus L.)

Theresia Fischer

Diss
München
1984

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41534917_0008

Aus dem Institut für Zoologie und Hydrobiologie
der Tierärztlichen Fakultät der Universität München

Vorstände: Prof. Dr. M. Ruf und Prof. Dr.Dr.habil. R. Hoffmann

Arbeit angefertigt unter Leitung von Prof.Dr.Dr.habil.R. Hoffmann

Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Kiemen und Pseudobranchie der Goldorfe (Leuciscus idus L.)*

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

von
Theresia Fischer
aus
Kölbldorf

München 1984

* Die Untersuchungen wurden mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) gefördert (Ho 645/3-2).

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät

der Universität München

Dekan: Prof. Dr. W. Leidl

Referent: Prof. Dr. Dr. habil. R. Hoffmann

Korreferent: Prof. Dr. J. Boessneck

Tag der Promotion: 27. Juli 1984

DISSERTATIONS - UND FOTODRUCK FRANK GmbH
8000 München 2, Gabelsbergerstraße 15, Tel. 2809090

Meinen lieben Eltern
in Dankbarkeit

Inhaltsverzeichnis

		Seite
I.	Einleitung	1
II.	Literaturbesprechung	2
1.	Systematik und Lebensweise der Goldorfe	2
2.	Kiemen und akzessorische Atemorgane	2
2.1.	Gasaustausch an den Kiemen	4
2.1.1.	Der Atemvorgang	4
2.1.2.	Grundstruktur der Kiemen und Blutfluß	5
2.1.3.	Größenverhältnisse bei den Kiemen und ihre Modifikationen	5
2.1.4.	Die Rolle der Kiemenblattmuskulatur bei der Atmung	10
2.1.5.	Der Wasserfluß über die Kiemen	10
2.1.6.	Sauerstoffausbeute und Atemvolumen	11
2.2.	Ionenaustausch	12
2.3.	Auswirkung verschiedener Parameter auf den Gasaustausch	13
2.4.	Besondere Atembewegungen	14
2.4.1.	Husten	14
2.4.2.	Schluckbewegung	14
3.	Die Morphologie der Kiemen	15
3.1.	Die Kiemenbögen	15
3.1.1.	Die Blutgefäße des Kiemenbogens	16
3.2.	Die Kiemenblätter	18
3.2.1.	Die Kiemengräte	19
3.2.2.	Die Kiemenblattmuskulatur	21
3.2.3.	Blutgefäßsysteme im Kiemenblatt	24
3.2.3.1.	Die Kiemenblattgefäße	28
3.2.3.2.	Die Morphologie und Funktion des zentralen Kiemenblattsinus	30
3.2.3.3.	Faktoren, die die Blutzirkulation beeinflussen	33
3.2.4.	Das Epithel des Kiemenblattes	35
3.3.	Die Kiemenfalten	36
3.3.1.	Blutgefäße in den Kiemenfalten	36

		Seite
3.3.2.	Anordnung und Aufbau der Kiemenfalten	38
3.3.2.1.	Das Pillarzellsystem	40
3.3.2.2.	Das respiratorische Epithel	44
3.4.	Spezialisierte Zellen im Kiemenepithel	46
3.4.1.	Chloridzellen	46
3.4.2.	Schleimzellen	49
3.4.3.	Stäbchendrüsenzelle oder "rodlet cell"	50
3.4.4.	Akzessorische Zelle "accessory cell"	52
3.4.5.	Dichte Zelle "dense cell "	53
4.	Die Pseudobranchie	53
4.1.	Entwicklungsgeschichte	54
4.2.	Formen der Pseudobranchie	54
4.3.	Der Aufbau der Pseudobranchie	58
4.4.	Die Gefäßversorgung der Pseudobranchie	62
4.5.	Die Funktion der Pseudobranchie	63
III. Material und Methoden		65
1.	Versuchsfische und deren Haltung	65
2.	Methodik	66
2.1.	Tötung der Fische	66
2.2.	Morphologische Methoden	66
2.2.1.	Mikroskopische Anatomie	66
2.2.2.	Elektronenmikroskopie	66
IV. Ergebnisse		69
A.	Die Morphologie der Kiemen	69
1.	Kiemenbögen	69
2.	Primärlamellen	72
2.1.	Kiemenknorpel (sogen. Kiemengräte)	72
2.2.	Kiemenblattmuskulatur	73
2.3.	Epithel der Primärlamellen	74
2.3.1.	Epithelzelle der Primärlamelle	76
2.3.2.	"Mastzellen"	77
2.3.3.	"Osmiophile Zellen"	78
2.3.4.	Schleimzellen	78
2.3.5.	Stäbchenzellen oder Rodletzellen	80
2.3.6.	Chloridzellen	81
2.3.7.	"Helle Zellen"	85

		Seite
3.	Blutgefäßsysteme in der Primärlamelle	86
3.1.	Funktionelles Blutgefäßsystem	86
3.2.	Nichtrespiratorisches, nutritives Gefäßsystem	88
4.	Sekundärlamellen	89
4.1.	Respiratorische Epithelzelle	90
4.2.	Pillar- oder Stützzelle	91
4.3.	Marginalkanal	92
5.	Einfluß einer 0,5%-igen NaCl-Lösung auf die Kiemen der Goldorfe	92
6.	Einfluß der Wassertemperatur	95
B.	Die Morphologie der Pseudobranchie	106
1.	Grundstruktur	106
2.	Primäre Pseudobranchiallamellen	108
3.	Gefäßversorgung	108
4.	Sekundäre Pseudobranchiallamellen	109
4.1.	Pillarzellen und Blutlakunen	109
4.2.	Pseudobranchialepithelzellen	110
5.	Einfluß einer 0,5%-igen NaCl-Lösung auf die Pseudobranchie	112
6.	Einfluß der Wassertemperatur	113
V.	Zusammenfassung der Ergebnisse und Diskussion	120
A.	Die Kiemen	120
1.	Grundstruktur	120
2.	Primärlamellen	120
2.1.	Gefäßsysteme in der Primärlamelle	122
2.2.	Epithel der Primärlamelle	127
2.2.1.	"Mastzellen"	127
2.2.2.	"Osmiophile Zellen"	129
2.2.3.	Stäbchenzellen	130
2.2.4.	Schleimzellen	132
2.2.5.	Chloridzellen	135
2.2.6.	"Helle Zellen"	138
3.	Sekundärlamellen	139
3.1.	Respiratorisches Epithel	139
3.2.	Pillarzellen	140
3.3.	Marginalkanal	142

Seite

B. Die Pseudobranchie 144
1. Grundstruktur 144
2. Gefäßversorgung 145
3. Sekundäre Pseudobranchiallamellen 146
4. Aufgabe und Funktion der Pseudobranchie 151

VI. Zusammenfassung 153
Summary 156

VII. Literaturverzeichnis 159

I. Einleitung

Die Kiemen gelten durch ihre oberflächliche Lage und als hauptsächlichstes Aufnahmeorgan für im Wasser gelöste Stoffe als äußerst empfindlicher Indikator für toxische Umwelteinflüsse. Zahlreiche Stoffe gelangen durch die Kiemen in den Fischkörper, wo sie dann an den verschiedenen Stellen ihre Wirkung ausüben.

Außerdem können die Kiemen aber auch selbst durch die einwirkenden schädlichen Stoffe in ihrer Struktur verändert oder in ihrer Funktion beeinflußt werden.

Es ist daher wichtig, die exakte morphologische Struktur einer normalen, gesunden Kieme zu kennen, um Veränderungen ansprechen und beurteilen zu können. Besonders wichtig ist dies für Fische, die in toxikologischen Tests eingesetzt werden. So wird die Goldorfe (Leuciscus idus L.) in der BRD als Testfisch für den sogenannten "Goldorfentest" im Rahmen der Festlegung der Abwasserabgabe verwendet (Verfahren DIN 38412-L 20).

Aufgabe dieser Arbeit war daher, die Struktur der Kiemen und der ihnen entwicklungsgeschichtlich nahestehenden Pseudobranchie unter verschiedenen Haltungsbedingungen zu erarbeiten.

II. Literaturbesprechung

1. Systematik und Lebensweise der Goldorfe

Die Goldorfe, Leuciscus idus melanotus, die gelbrote Farbvarietät des Alands (Leuciscus idus) gehört in die Familie der Karpfen- oder Weißfische (Cyprinidae). Diese Familie ist innerhalb der Klasse der Knochenfische (Osteichthyes) und der Unterklasse der Teleostei der Ordnung der Cypriniformes oder Ostariophysi zugeordnet (MUUS, 1981).

Sie wird als Zierfisch in Parkteichen gehalten und in einigen Teichwirtschaften gezüchtet. Kleine Goldorfen sind gute Köderfische, und sie werden außerdem in größeren Mengen als Versuchsfische für Toxizitätsuntersuchungen von Schadstoffen benötigt (MIGDALSKI und FICHTER, 1978).

Die Goldorfe ist ein geselliger Oberflächenfisch und kommt sowohl in größeren Fließgewässern als auch in Seen vor. Im Frühjahr ziehen die laichreifen Tiere aus dem Brackwasser und den Seen flußaufwärts, um von April bis Juni an sandigen und kiesigen Stellen zu laichen (MUUS, 1981; MÜLLER, 1983). Die Laichreife ist im dritten Jahr für Männchen und im dritten bis vierten Jahr beim Weibchen erreicht. Bei normalen Verhältnissen wird die Goldorfe am Ende des ersten Sommers 7 - 10 cm lang.

Das Vorkommen des Alands erstreckt sich vom Rhein bis zum Ural, sowie Südwestnorwegen, Schweden und Finnland. Doch fehlt er in England, Frankreich, Schweiz, südlich der Alpen und in der Donau (MANN, 1981; LADIGES und VOGT, 1979).

2. Kiemen und akzessorische Atemorgane

Die Kiemen der Fische sind im vordersten Teil des Vorderdarmes entstanden und befinden sich im hinteren Mundabschnitt zu beiden Seiten des Schlundes. Die Kiemen werden von Kiemenbögen getragen und erfüllen die Aufgaben der Atmung und der Osmoregulation.

Fische atmen entweder in Salzwasser, Süßwasser, Luft oder einer Kombination aus diesen Medien. Zu diesem Zweck gibt es beim Fisch eine Reihe von Oberflächen für den Gasaustausch zwischen dem Blut

und dem jeweiligen Medium. An erster Stelle sind die Kiemen zu nennen, die für den Gasaustausch zwischen Blut und Wasser verantwortlich sind (RANDALL, 1970).

HARDER (1964) definiert die Kiemen als spezielle Oberflächenvergrößerungen des Vorderdarmepithels, die an den Kiemenbögen des Viszeralskelettes befestigt sind.

GIRARD und PAYAN (1980) bezeichnen die Kiemen als multifunktionelles Organ, welches neben der Atmung auch an der Osmoregulation, an der Regulation des Säure-Basenhaushaltes und an der Stickstoffausscheidung beteiligt ist.

Daneben besitzen zahlreiche Fische akzessorische Organe für den Gasaustausch zwischen Luft und Blut.

Abgesehen von den Lungen der Lungenfische (Dipnoi) und der Flösselhechte (Polypteri), die durch ihre ventrale Verbindung mit dem Vorderdarmbereich gekennzeichnet sind, wurden die verschiedensten Epithelien mit Kapillarsystemen versorgt und zu Atmungsepithelien umfunktioniert (ZISWEILER, 1976). Aale (Anguillidae) sind praktisch in der Lage, ihren gesamten Gasaustausch über die Haut zu vollziehen. Einigen Grundeln (Gobiidae) und Schlammspringern (Periophthalmus) ermöglicht eine gefäßreiche Mundhöhlenschleimhaut eine Mundhöhlenatmung zusätzlich zur Atmung über das Integument. Luftatmung über innere Epithelien, wie etwa über die Magen-Darm-Schleimhaut betreibt der Schilderwels (Ancistrus). Die Schmerlen (Cobitidae) nutzen den Enddarm zur Luftatmung. Bei den Schlangenkopffischen (Canidae) und dem Kiemenschlitzaal (Amphipnous cuchia) sind besondere Rachensäcke zu Respirationsorganen ausgebildet. Beim Hechtkopf (Luciocephalus) ragen spezielle Epithelfalten in die Kiementaschen und bilden komplizierte respiratorische Hohlräume. Raubwelse (Clariidae) besitzen nur kleine Kiemen, dafür tragen ihre Kiemenbögen bäumchenartig verzweigte Epithelfortsätze ("Bäumchenorgan"), die der Luftatmung dienen. Labyrinthfische (Anabantoidei) haben Atemlabyrinthe entwickelt. Beim Sackkiemer (Heteropneustes fossilis) zieht ein walzenförmiger respiratorischer Epithelschlauch auf jeder Körperseite von der Kiemenhöhle bis zum Schwanzstiel, und mit dessen Hilfe können sie atmosphärische Luft aufnehmen (JOHANSEN, 1970; ZISWEILER, 1976; MIGDALSKI und FICHTER, 1978).

2.1. Gasaustausch an den Kiemen

2.1.1. Der Atemvorgang

Um einen Gasaustausch zwischen Blut und Wasser zu ermöglichen, muß ein ständiger Wasserstrom über die Kiemen gewährleistet sein und der normalerweise in einer Richtung (HUGHES und MORGAN,1973). Dieser Vorgang wird als Kiemenatmung (ventilation) bezeichnet, in Analogie zu anderen Atmungsorganen (HUGHES und MORGAN, 1973). SAUNDERS (1962) benutzt dagegen den Ausdruck "irrigation", um zu betonen, daß das zum Gasaustausch benutzte Medium nicht Luft, sondern Wasser ist.

Erzeugt wird die kontinuierliche Atemwasserzirkulation durch das alternierende Öffnen und Schließen der Mund-Schlundhöhle und der Kiemenhöhle (ROBERTS, 1978).

Während der Atemvorgang bei den Chondrichthyes (Knorpelfische) dreiphasig abläuft, mit zwei Inspirationsphasen (ZISWEILER,1976), erfolgt er bei den Osteichthyes (Knochenfische) über zwei Phasen. Bei der Inspiration öffnet sich der Mund, die Mund-Schlundhöhle und Kiemenhöhle erweitern sich gleichzeitig, die Kiemendeckelspalten sind noch geschlossen, Atemwasser strömt nur durch das Maul ein. Bei der Exspiration schließt sich das Maul, die Kiemendeckel öffnen sich und durch die gleichzeitige Verengung des Mund-Schlundraumes und der Kiementaschen wird das Atemwasser ausgestoßen. Das Ende der Respirationsphase bildet das Schließen des Kiemendeckels (KUIPER, 1907; ZISWEILER, 1976).

Zur Kontrolle der Atmung sind Proprio- und Mechanorezeptoren angelegt, die sofort Änderungen im Wasserfluß über die Kiemen registrieren (ROBERTS, 1978) oder Änderungen im arteriellen Sauerstoffdruck (DAVIS und CAMERON, 1971). Wird der Wasserfluß künstlich angehalten, so soll es zu einer reflektorischen Hemmung der Herztätigkeit kommen.

Zentral wird der Atemrhythmus von Neuronen, die in der Medulla oblongata verstreut liegen, reguliert.

Die motorische Innervation der Atemmuskeln besorgen der V., VII. und VIII. Kranialnerv (ROBERTS, 1978).

2.1.2. Grundstruktur der Kiemen und Blutfluß

Grundsätzlich haben alle Kiemen, die respiratorische Funktion haben, eine überraschend ähnliche Grundstruktur.

Jede Kieme trägt, von einer Hauptachse gestützt, Kiemenblätter. Diese haben ihre Oberfläche noch weiter unterteilt in die Kiemenfalten oder respiratorische Lamellen. Am Ort des Gasaustausches bewegt sich das Blut zwischen zwei dünnen epithelialen Lagen, die von Stützzellen (Pillarzellen) voneinander getrennt werden. Das Blut fließt durch die lakunenähnlichen Räume zwischen den Pillarzellen, so daß der Gasaustausch mit dem äußeren Medium von beiden Seiten des respiratorischen Epithels der Kiemenfalten erfolgen kann (HUGHES und MORGAN, 1973). Mit dem Wasser wird Sauerstoff in nahen Kontakt mit den Kiemen gebracht. Der Sauerstoff diffundiert über das Kiemenepithel ins Blut entlang eines Druckgradienten (RANDALL, 1970). Von den Blutlakunen wird das O_2-reiche Blut über die efferente Kiemenfaltenarterie abtransportiert, bis es schließlich von der efferenten Kiemenblattarterie zur efferenten Kiemenbogenarterie in die Aorta dorsalis gelangt und von dort in den Körperkreislauf. Beim Fisch ist der Atmungskreislauf und der Körperkreislauf in Reihe geschaltet und nicht wie beim Säuger parallel (RANDALL, 1970).

Nach RANDALL (1970) und BOOTH (1978) ist der Gasaustausch am respiratorischen Epithel abhängig von der Dicke des Epithels, vom Konzentrationsgradienten und vom Diffusionskoeffizienten des Gases.

2.1.3. Größenverhältnisse bei den Kiemen und ihre Modifikationen

Mehrere Autoren haben die Größenverhältnisse an den Kiemen untersucht, aber z.T. mit verschiedenen Methoden. So versucht HUGHES (1970) zu erklären, daß für gleiche Spezies verschiedene Ergebnisse von den verschiedenen Autoren erhalten werden.

Die Gesamtoberfläche der Kiemenfalten (resp. Lamellen) wird als anatomische Atmungsoberfläche betrachtet. Daneben wird auch die funktionelle Atemoberfläche beschrieben, die offensichtlich nicht mit der anatomischen Atmungsoberfläche identisch ist (RANDALL, 1970; HUGHES, 1966). Für RANDALL (1970) ist die anatomische At-

mungsoberfläche ein Maß für die maximal mögliche funktionelle Atemoberfläche. HUGHES (1966) schätzt, daß die respiratorische Oberfläche 60 - 70% der Gesamtoberfläche der respiratorischen Lamellen darstellt. Dieser Wert basiert auf der Fläche der Blutkanäle in den respiratorischen Lamellen. Da aber wahrscheinlich nicht alle Blutwege zur gleichen Zeit benutzt werden, wird die funktionelle Atemoberfläche noch kleiner sein (RANDALL, 1970).

Außerdem soll es nach STEEN und KRUYSSE (1964) alternative, nicht zur Atmung gehörende Blutwege in den Kiemen geben, durch die das Blut die respiratorischen Lamellen umgeht. Auf diese Weise wird es dem Fisch ermöglicht, die funktionelle Atemoberfläche zu ändern.

Die Atemoberfläche, d.h. die Anzahl und die Größe der Sekundärlamellen, variiert stark mit der Lebensgewohnheit der Fische (GRAY, 1954; HUGHES, 1966; RAJABANSHI, 1977; HUGHES und MORGAN, 1973). Bei Untersuchungen über die Größenverhältnisse an den Kiemen bei einer Anzahl von verschiedenen Fischarten sind beträchtliche Unterschiede zwischen den einzelnen Fischarten zu beachten. Kleinere Fische haben eine relativ größere Kiemenfläche bezogen auf eine bestimmte Gewichtseinheit Körpergewicht (MUIR, 1969). Nach GRAY (1954), HUGHES (1966), HUGHES und MORGAN (1973) weisen die meisten aktiven Fische (Dauerschwimmer) wie Makrelen (Scombridae) größere Kiemenflächen auf als träge bodenbewohnende Formen (vgl. Tabelle 1).

Im Hinblick auf die Anordnung der respiratorischen Lamellen pro mm Kiemenblatt stellt HUGHES (1966) fest, daß bei aktiven Fischen wie Makrelen und Thunfischen die Kiemenfalten sehr eng stehen, sehr weit auseinander dagegen beim atlantischen Seeteufel (Lophius piscatorius) und bei Chaenocephalus aceratus.

Bei Betrachtung der Fläche der einzelnen respiratorischen Lamellen fällt auf, daß diese besonders groß sind bei trägen Bodenbewohnern und klein bei sehr aktiven Fischen wie Bastardmakrelen (Trachurus trachurus) und anderen Stachelmakrelen (Carangidae). Bei ausschließlich im Wasser lebenden Fischen sind die respiratorischen Lamellen gewöhnlich 17 - 18mal höher als dick. In einigen Spezies mit akzessorischen Organen zur Luftatmung, wie Zitteraal (Electrophorus) und Panzerwels (Haplosternum) sind die respirato-

rischen Lamellen 1 - 4mal höher als dick. Beim kleinen Messeraal (Hypopomus) und Kiemenschlitzaal (Synbranchus), die ihre Kiemen für die Luftatmung benutzen, sind die respiratorischen Lamellen 25 - 30mal höher als dick (HUGHES und MORGAN, 1973).

Tabelle 1: Die Kiemenfläche bei verschiedenen Fischarten nach (1) GRAY 1954; (2) HUGHES 1966; (3) HUGHES und MORGAN 1973

Fischart	Fläche in cm^2/g KGW	
Scombridae (Makrelen)	11,58	(1)
Lophius piscatorius (Atlantischer Seeteufel)	1,43	(2)
Anguilla anguilla (Aal)	9,9	(3)
Cyprinus carpio (Karpfen)	1,39	(3)
Carassius auratus (Silberkarausche)	1,16	(3)
Salmo trutta (Europäische Forelle)	3,39	(3)
Opsanus tau (Austernfisch)	1,92	(3)
Callionymus lyra (Leierfisch)	2,06	(3)

HUGHES (1966) bemerkt, daß aktive Fische eine größere Anzahl von Kiemenblättern haben, die auch länger sind, und so einer größeren Anzahl von Kiemenfalten Platz bieten. Durch die große Gesamtlänge der Kiemenblätter und durch die Anordnung der respiratorischen Lamellen auf engem Raum (bis zu 120/mm Kiemenblatt) erreichen die von MUIR und HUGHES (1969) untersuchten Thunfischarten die größte Kiemenoberfläche von bisher untersuchten Fischen. Für den echten Bonito (Katsuwonus pelamis) wurde eine Atmungsoberfläche von 13,5 cm^2/g KGW berechnet und für den gewöhnlichen Thunfisch (Thunnus thynnus) 8,85 cm^2/g KGW.

Die von MUIR und KENDALL (1968) beschriebene Verschmelzung von respiratorischen Lamellen bei einigen Thunfischspezies deuten MUIR und HUGHES (1969) als Folge der großen Kiemenfläche. Die Verschmelzung einzelner respiratorischer Lamellen soll das Kiemennetzwerk stützen und verstärken.

Für einige Süßwasserfischarten gibt BYCZKOWSKA-SMYK (1958, 1959, a, b) die Anzahl der Kiemenfalten pro Millimeter Kiemenblatt an. Sie beträgt durchschnittlich für Güster (Blicca bjoerkna) und Kaulbarsch (Acerina cernua) 36, für Aal (Anguilla anguilla)und Lucioperca lucioperca 30, für Nase (Chondrostoma nasus) 28 und für Schlammpeitzger (Misgurnus fossilis) und Schleie (Tinca tinca) 24 respiratorische Lamellen pro Millimeter Kiemenblatt. Sie schließt daraus, daß bodenbewohnende Fische weniger respiratorische Lamellen besitzen als Fische, die im frischen Wasser leben. Bei letzteren stehen alle Lamellen sehr dicht.

Bei luftatmenden Fischen wie dem Kletterfisch (Anabas testudineus) sind die respiratorischen Lamellen in großem Abstand voneinander angeordnet und im Gegensatz zu den nicht luftatmenden Fischen kleben die respiratorischen Lamellen nicht aneinander, wenn die Fische an der Luft sind (RANDALL, 1970). Der Kletterfisch hat eine respiratorische Kiemenfläche von nur 0,64 cm^2/g KGW und das mehrschichtige respiratorische Epithel ist bis zu 18 µm dick (HUGHES und MORGAN, 1973). Anabas testudineus ist aber in der Lage, seinen O_2-Bedarf mit Hilfe des Labyrinths, einer Ausbuchtung der Kiemenhöhle, außerhalb des Wassers zu dekken (MEINKEN, 1970).

Auch zwischen der Strecke Wasser - Blut und der Lebensweise der Fische scheint ein Zusammenhang zu bestehen (HUGHES, 1966; HUGHES und MORGAN, 1973; HUGHES und WRIGHT, 1970). Ebenso deuten die Messungen von HUGHES und WRIGHT (1970) darauf hin, daß bei den Elasmobranchiern(Plattenkiemer) die Strecke Wasser - Blut größer ist als bei Teleosteern. Bei Fischen mit großen Kiemenflächen ist die Wasser-Blut-Strecke am geringsten (HUGHES und WRIGHT, 1970; vgl. Tabelle 2).

Tabelle 2: Die Strecke Wasser - Blut bei Elasmobranchiern und und Teleosteern (nach (1) HUGHES 1966; (2) MUIR und HUGHES 1969; (3) HUGHES 1970; (4) HUGHES und WRIGHT 1970; (5) HUGHES und MORGAN 1973)

Fischart	durchschnittl. Gesamtstrecke (µm)	
Scyliorhinus caniculus (Kleingefleckter Katzenhai)	11,27	(4)
Squalus acanthias (Stachelhai)	10,14	(4)
Scyliorhinus stellaris (Großgefleckter Katzenhai)	9,62	(4)
Raia clavata (Nagelrochen)	5,99	(4)
Pleuronectes platessa (Scholle	3,85	(4)
Microstomus kitt (Europäische Scholle)	3,23	(4)
Solea solea (Seezunge)	2,80	(4)
Limanda limanda (Kliesche)	2,53	(4)
Tinca tinca (Schleie)	2,50	(5)
Salmo gairdneri (Regenbogenforelle)	6,37	(3;5)
Katsuwonus pelamis (Echter Bonito)	0,598	(2)
Thunnus albacares (Gelbflossen-Thunfisch)	0,53	(3)
Trachurus trachurus (Bastardmakrele)	2,22	(1;3)

2.1.4. Die Rolle der Kiemenblattmuskulatur bei der Atmung

Für die Beweglichkeit der Kiemenblätter sorgt die Kiemenblattmuskulatur, die Musculi abductores und adductores foliae branchiales. Die Adduktoren sitzen sich kreuzend zwischen zwei Hemibranchien, während die Abduktoren zwischen der Basis und der Kiemengräte des betreffenden Kiemenknochens sitzen.

Die Adduktoren und Abduktoren der Kiemenblätter erfüllen beim Atemzyklus eine besondere Rolle. Nach PASZTOR und KLEEREKOPER (1962) sind die Adduktoren und das elastische Band bei den Kiemen mit Kiemenblattmuskeln vom Typ I, und sowohl Abduktor und Adduktoren bei Kiemen mit Kiemenblattmuskeln vom Typ II aktiv am Ablauf des Atemzyklus beteiligt. Ihre Aktivität soll dabei helfen, die Kiemenblätter regelmäßig in einer Reihe anzuordnen, so daß sie den Eindruck eines Vorhanges vermitteln ("gill curtain"), der sich zwischen Mundhöhle und der Kiemenhöhle aufspannt (BIJTEL, 1949; HUGHES und MORGAN, 1973). Die Kiemenblattmuskeln sollen dabei helfen, den Kontakt zwischen den Kiemenblättern aufrechtzuerhalten und so die Spalten zwischen den Kiemenbögen schließen (WOSKOBOINIKOFF, 1932). Auf diese Weise muß das gesamte Atemwasser durch die engen Schlitze der Lamellen und ein maximaler Kontakt mit dem respiratorischen Epithel wird gewährleistet (WOSKOBOINIKOFF, 1932; BIJTEL, 1949). Bei zu heftigen Wasserströmen kontrahieren sich die Adduktoren und schützen die zarten Kiemenblättchen (Kiemenfalten), indem sie überschüssiges Wasser über die Kiemenblattspitzen entweichen lassen (PASZTOR und KLEEREKOPER, 1962).

2.1.5. Der Wasserfluß über die Kiemen

Fische wie Karpfen und Schleie, die in ruhigem Wasser leben, müssen ständig aktiv Wasser über ihre Kiemen pumpen. Sie werden versuchen, die Atemvolumina möglichst gering zu halten und den Sauerstoff zu einem möglichst hohen Prozentsatz auszunutzen. Dagegen erzielen andere Fische, z.B. Thunfische, ein hohes Atemvolumen ohne große Anstrengungen (RANDALL, 1970). Diese sich ständig vorwärtsbewegenden Fische haben ihren Mund ständig geöffnet, so daß das Wasser passiv ein- und an den Kiemen vorbei über die

Kiemendeckel wieder ausströmen kann (ZISWEILER, 1976). BROWN und MUIR (1970) vergleichen diese Art von Atmung,wie sie beim echten Bonito (Katsuwonus pelamis) vorliegt, mit einer "ramjet-machine" (Staustrahltriebwerk) und bezeichnen sie deshalb als 'ram ventilation' ("Staustrahlatmung"). Die "ram-ventilation" nützt die Vorwärtsbewegung der Fische aus, um das Wasser nach hinten über die Kiemen zu bewegen. Das Atemvolumen wird durch die Öffnung des Maules und die Operkularöffnungen reguliert. Zum Teil haben diese Fische die Fähigkeit verloren, aktiv genügend Wasser über die Kiemen zu pumpen.

2.1.6. O_2-Ausbeute und Atemvolumen

Der O_2-Bedarf der Fische ist unterschiedlich. Forellen und Lachse brauchen sehr viel Sauerstoff. Sie gehören zu den Kaltwasserfischen, und im Wasser niedriger Temperatur löst sich mehr Sauerstoff als im warmen Wasser. Viele Salmoniden leben natürlicherweise in Flüssen mit starker Strömung, in denen dem Wasser durch die ständigen Turbulenzen immer Sauerstoff zugeführt wird. Welse (Siluriformes) dagegen stellen geringe Ansprüche an den O_2-Gehalt. Sie leben überwiegend in trüben, träge fließenden Warmwasserflüssen und in Flachseen (MIGDALSKI und FICHTER, 1978).

VAN DAM (1938) untersuchte die O_2-Ausbeute aus dem eingeatmeten Wasser nach ihrer Passage über die Kiemen. Beim Aal (Anguilla anguilla) und bei der Regenbogenforelle (Salmo gairdneri) soll die O_2-Ausbeute 70 - 80% betragen. Diese hohe O_2-Ausbeute wird dem Gegenstrom zwischen Wasser und Blut an den Kiemenblättchen zugeschrieben. SAUNDERS (1962) stellt fest, daß der Karpfen bei größeren Atemvolumina zweimal soviel Sauerstoff aus dem eingeatmeten Wasser entnimmt als der nordamerikanische Sauger (Catostomus catostomus) und der Katzenwels (Ictalurus nebulosus). Der Karpfen kann nach RANDALL (1970) den Sauerstoff aus dem eingeatmeten Wasser auch besser ausnützen als die Forelle, weil das Hämoglobin beim Karpfen eine höhere Affinität zum Sauerstoff besitzt als das Hämoglobin bei der Forelle. Nach SAUNDERS (1962) sind generell hohe Atemvolumina verbunden mit niedriger prozentualer Ausnutzung des Sauerstoffs und umgekehrt. Außerdem bemerkt er, daß ein bestimmtes Volumen Süßwasser nur 3% vom O_2-Gehalt

des gleichen Volumens Luft enthält. Ein ruhig atmender Fisch soll aber bis zu 85% des Sauerstoffs im eingeatmeten Wasser ausnutzen können.

Bei einem bestimmten Atemvolumen ist die prozentuale O_2-Ausbeute aus dem Wasser bei kleinen Fischen geringer als bei großen. Bei schwimmenden Fischen sind die Atemvolumina größer als bei ruhenden Fischen (SAUNDERS, 1962).

2.2. Ionenaustausch

Osmoregulatorische Funktion wird von mehreren Autoren den "chloride-secreting cells" in den Kiemen zugeschrieben (KEYS und WILLMER, 1932; COPELAND, 1948; KESSEL und BEAMS, 1962). Diese Chlorid-Zellen (KEYS und WILLMER, 1932) sollen nicht nur Cl^--Ionen absorbieren und sezernieren, sondern auch andere Ionen und wahrscheinlich organische Säuren (KARNAKY, 1980). KARNAKY (1980) demonstriert anhand seiner Untersuchungen an einem Zahnkärpfling (Fundulus heteroclitus) die Bedeutung der Kiemen als Sitz der Na-K-ATPase,eines Enzyms mit großer Bedeutung beim Na-Ionen-Austausch. Nach GOSWAMI et al. (1983) wird der Überschuß an monovalenten Ionen im Blut sehr schnell von den Kiemen ausgeschieden und die bivalenten Ionen über die Niere.

GIRARD und PAYAN (1980) geben an, daß ein Süßwasserfisch den Na^+- und Cl^--Ionen-Verlust in der Niere über die aktive Aufnahme dieser Ionen über die Kieme kompensiert. Andererseits gleicht ein Fisch, der im Salzwasser lebt, die ständige Aufnahme von Salzwasser durch die aktive Exkretion von monovalenten Ionen über das Kiemenepithel aus. GIRARD und PAYAN (1980) diskutieren auch die Rolle der Chlorid- und der respiratorischen Epithelzellen in ihrer Rolle beim Ionenaustausch. Demnach sollen auch die respiratorischen Epithelzellen exkretorische und Säure-Basen-regulatorische Funktion haben.

2.3. Auswirkungen verschiedener Parameter auf den Gasaustausch

a) Temperatur

Nach RANDALL (1970) besteht die Hauptauswirkung der Temperatur auf den Gasaustausch in der Änderung der O_2-Bedürfnisse des Fisches. KUIPER (1907) beschreibt bei seinen Versuchen mit der Tigerbarbe (Barbus fluviatilis), dem Strömer (Telestes muticellus) und dem Goldfisch (Carassius auratus) folgende Beobachtungen: Bei langsamer Abkühlung unter eine bestimmte Anfangstemperatur kommt es zu einer Abnahme der Frequenz und Exkursionshöhe der Atmung. Bei exzessiver Abkühlung hören die Atembewegungen spontan auf und setzen dann nach einer Zeit wieder ein. Langsame und plötzliche Erwärmung hat eine Zunahme der Frequenz zur Folge. Bei plötzlichem Einströmen von kaltem Wasser setzt die Atmung für einige Sekunden aus. Die Atmung beginnt danach wieder mit geringerer Frequenz und Exkursionshöhe.

b) CO_2 und O_2

KUIPER (1907) stellt fest, daß der Anstieg des CO_2-Gehaltes im Wasser allein während kürzerer Zeit niemals eine Zunahme der Frequenz der Atembewegungen erzeugt, ebensowenig wie die Abnahme des Sauerstoff-Gehaltes im Wasser für einige Stunden. Plötzliche Abnahme des O_2-Gehaltes verursacht eine langsame Abnahme der Atemfrequenz. Plötzliche übermäßige Zunahme der CO_2-Konzentration im Wasser bewirkt eine kurzzeitige Einstellung der Atembewegungen, die Fische erscheinen aufgeregt. Langsam setzt die Atmung dann wieder ein, zwar mit herabgesetzter, aber dann stetig steigender Frequenz. Die Erregbarkeit scheint abzunehmen und "Husten" kann beobachtet werden.

Bei der Untersuchung der Atmung von Orthodon microlepidotus (Cyprinidae) bei verschiedenen Umgebungstemperaturen und O_2-Konzentrationen geben CAMPAGNA und CECH (1981) eine Zunahme der Atemvolumina aufgrund erhöhter Atemfrequenz und erhöhtem Schlagvolumen an, um den gestiegenen O_2-Verbrauch auszugleichen. DREWETT und ABEL (1983) bemerkten bei Salmo trutta, daß diese bei Hypoxie vermehrte Atemtätigkeit zeigen und Konvulsionen. Bei der histologischen Untersuchung der Kiemen beschreiben sie zahlreiche kleine Brüche im Epithel der respiratorischen Lamellen.

2.4. Besondere Atembewegungen

2.4.1. Husten

Schon KUIPER (1907) stellt bei seinen Untersuchungen über die Atmung bei Fischen ganz charakteristische Atembewegungen fest. Er bezeichnet diese atypischen Atembewegungen als "Husten". Dabei unterscheidet er zwischen einem "Husten nach vorne" und einem "Husten nach hinten". Auch BIJTEL (1949) beobachtet diese Bewegungen, die Fische in scheinbar sauberem Wasser zeigen. Diese "coughing movements" erscheinen häufiger, wenn dem Wasser kleine Detritusteilchen zugefügt werden. Kurz nach dem Einatmen gelangen diese Teilchen wieder nach vorne in die Mundhöhle (forward coughing) oder sie erscheinen kaudal der Kiemen unter dem Kiemendeckel (backward coughing). Durch mechanische Stimulation der Schleimhaut in der Maulhöhle gelingt es BIJTEL (1949), ein forward coughing zu erzeugen. Die Stimulation der Schleimhaut in der Kiemenhöhle bewirkt ein Husten nach hinten. Die Reizung eines oder mehrerer Kiemenblätter führt nur zur Adduktion der betroffenen Kiemenblätter und einiger benachbarter Kiemenblätter. HUGHES und MORGAN (1973) beobachten die "Hustenbewegungen" auch, wenn das Wasser schädliche Substanzen enthält. Für einige Fischarten (resp. Cyprinidae), so HUGHES und MORGAN (1973), sollen diese Hustenbewegungen jedoch einen regelmäßigen Anteil an der Atmung darstellen.

2.4.2. Schluckbewegung

Bei der sogenannten Schluckbewegung wird die Kiemendeckelspalte geschlossen, während das Maul mit ununterbrochenem Rhythmus die gewöhnlichen Atembewegungen macht. KUIPER (1907) nimmt an, daß dieses Wasser abgeschluckt wird, weil es nicht durch die Kiemendeckelöffnung nach außen fließt und auch nichts durch das Maul zurückgespritzt wird.

3. Die Morphologie der Kiemen

3.1. Die Kiemenbögen

Die definitiven Kiemenbögen der Knochenfische werden als I.bis V. mit römischen Ziffern bezeichnet. Mandibularbogen und Hyomandibularbogen sind ihrer phylogenetischen Herkunft nach als erster und zweiter Kiemenbogen zu betrachten. Ihnen folgen als definitive, mit respiratorischem Epithel versehene Bögen der dritte bis siebente (entsprechend I - V). Der Mandibularbogen ist stets ohne respiratorisch tätige Kiemenanhänge und erinnert nur mit der Pseudobranchie, die entwicklungsgeschichtlich von ihm abstammt, an die ursprüngliche Funktion. Der zweite, der Hyomandibularbogen, trägt bei den Elasmobranchiern (Plattenkiemer) eine Hemibranchie, ebenso wie der siebente (V.)(HARDER, 1964). An der Innenseite des V. und letzten Kiemenbogens befinden sich bei einigen Knochenfischen spitze oder flache Zähnchen, die Schlundzähne (REICHENBACH-KLINKE, 1970).

Die Kiemenbögen I - IV (3-6) sind bei den Elasmobranchiern immer, bei Teleosteern in der Regel mit respiratorischen Kiemenblättern versehen. Die Lungenfische (Dipnoer), Seedrachen (Holocephalen) und Ganoiden zeigen variable Verhältnisse, haben aber meist eine Hemibranchie auf dem Hyomandibularbogen (HARDER, 1964). Einige Knochenfischgattungen bzw. -familien zeigen eine Reduktion der kiementragenden Bögen, die nach HUGHES und MORGAN (1973) auf die Lebensweise der Fische zurückzuführen ist. Bei den Lippfischen (Labridae), Papageifischen (Scaridae) und Korallenbarschen (Pomacentridae) sind nur drei Holobranchien und eine hintere Hemibranchie auf jeder Seite vorhanden. Einige Familien wie Igelfische (Diodontidae), Kugelfische (Tetradontidae) und Krötenfische (Batrachoidae) haben nur drei Paar Holobranchien und bei Malthe sind zwei Holobranchien und eine Hemibranchie, bei Dibranchus zwei Holobranchien, und bei Amphipnous ist eine Holobranchie ausgebildet. Diese Reduktion der Kiemenbögen wird auch bei den Lungenfischen (Dipnoer) vorgefunden, bei denen die Anzahl der Holobranchien wie folgt ist: Neoceratodus (austr. Lungenfisch) 4, Lepidosiren (südamerikan. Lungenfisch) 3 und Protopterus (afrikan. Lungenfisch) 2.

Neoceratodus ist ein strenger Wasseratmer, während die anderen zwei Arten mehr auf die Luftatmung angewiesen sind (HUGHES und MORGAN, 1973).

KRAUSE (1923) beschreibt beim Hecht (Esox lucius) fünf Kiemenbögen, deren letzter jedoch rudimentär ist und keine Kiemenblätter trägt. Die ersten vier kiementragenden Bögen stellen schleifenartige, aus je drei oder vier Stücken zusammengesetzte Knochenspangen dar. Die Kiemenbögen liegen dicht nebeneinander. Der erste ragt mit seinem Schenkel am weitesten rostral vor, die übrigen drei setzen sich weiter kaudalwärts an. Sie sind mit Schleimhaut überzogen und bilden mit ihrem ventralen Schenkel in Verbindung mit der Zunge den Boden der Mundhöhle und des Pharynx. Jeder Kiemenbogen enthält nach MORGAN und TOVELL (1973) eine afferente und efferente Branchialarterie, Nervenfasern, Lymphgefäße und ein Netzwerk von kleinen nutritiven Arterien, die in lockeres Bindegewebe eingebettet sind. Das Epithel des Kiemenbogens umfaßt einige Schichten und enthält eine Anzahl von Schleimzellen und zahlreiche Geschmacksknospen.

An der Kante der Kiemenbögen, welche dem Strom des Atemwassers, also auch der Mundhöhle, zugekehrt ist, finden sich kleine Reusenzähne, Sieb- oder Reusenfortsätze, oder Branchiectenien (HARDER, 1964; KUHN und KOECKE, 1956). Diese für den Nahrungserwerb und zum Schutz der Kiemenblätter auf der bukkalen Seite der Kiemen sitzenden papillenförmigen Reusenzähne bestehen aus knorpeligen (MORGAN und TOVELL, 1973; HARDER, 1964) oder knöchernen (HARDER, 1964) Fortsätzen des Kiemenbogens und sind von einem dicken Epithel überzogen, das mit zahlreichen Sinnesknospen durchsetzt ist (KUHN und KOECKE, 1956).

3.1.1. Die Blutgefäße des Kiemenbogens

Die Aorta ventralis trifft auf den Kiemenbogen etwas über dem ventralen Ende des Bogens (MORGAN und TOVELL, 1973). Nach PETUKAT (1965) werden bei fast allen Teleosteern entsprechend der Zahl der Kiemenbögen vier Paar von afferenten (heranführenden) Arterien abgegeben. Die afferenten Arterien III und IV gehen bei Coregonus lavaretus (große Maräne), Belone belone (Hornhecht), Scomber scombrus (Makrele), Trigla gurnardus (grauer Knurrhahn),

sowie bei den meisten übrigen Teleosteern jederseits aus einem kurzen gemeinsamen Stamm hervor. Bei Clupea harengus (atlant. Hering) werden die Arteriae afferentes IV gemeinsam abgegeben. Abgewandelte Verhältnisse sind dort zu erwarten, wo eine vierte Kieme fehlt. Hier können entweder die entsprechenden Branchialarterien fehlen, so daß nur mehr drei Paar von den afferenten Branchialarterien ausgebildet sind. Oder es bleibt die zugehörige Arteria afferens IV als direkte Verbindung vom Truncus arteriosus zur Aorta erhalten. Die Aortae laterales bilden im vorderen Abschnitt die "Aortenwurzeln". Sie verbinden sich hinter der Kopfregion zur Aorta dorsalis (s. A.mediales). Die Reduktion der Aortae laterales zugunsten der unpaaren Aorta dorsalis kann bis zu deren völligem Verschwinden gehen. Bei den meisten von PETUKAT (1965) untersuchten Teleosteern münden nur die Arteriae efferentes der beiden ersten Kiemenbögen in die Aortae laterales, während die schon meist vereinigten Mündungsstämme der Arteriae efferentes III und IV in symmetrischer Anordnung in die unpaare Aorta dorsalis eintreten.

MUIR (1970) vergleicht die Anordnung der afferenten und efferenten Branchialgefäße von 27 Knochenfischspezies. Ein afferentes Branchialgefäß bringt das O_2-arme Blut von der Aorta ventralis zu jedem Kiemenbogen und läuft nach hinten entlang der Basis der Kiemenblätter. Ein rücklaufender Zweig des afferenten Branchialgefäßes versorgt die am weitesten vorne liegenden Kiemenblätter. Nachdem das Blut über die afferente Kiemenblattarterie und Kiemenfaltenarterie das Kapillarsystem der respiratorischen Kiemenlamelle erreicht hat und der Gasaustausch erfolgt ist, wird das mit O_2 angereicherte Blut über die efferenten Kiemenfalten- und Kiemenblattgefäße abtransportiert. Efferente Branchialgefäße sammeln das Blut von den efferenten Kiemenblattarterien und vereinigen sich schließlich mit denen der anderen Bögen, um die Aorta dorsalis zu bilden. Die efferenten Branchialgefäße sind ein Stück ihrer Länge doppelt angelegt.

Bei Forelle (Salmo gairdneri), Aal (Anguilla anguilla) und Flußbarsch (Perca fluviatilis) beschreiben LAURENT und DUNEL (1976) eine afferente Kiemenbogenarterie, die in jedem Kiemenbogen vom ventralen zum dorsalen Teil der Kiemenhöhle verläuft. Bei der Forelle und beim Aal zieht die afferente Branchialarterie sehr

nahe an der efferenten Branchialarterie entlang. Beim Barsch sind diese beiden Gefäße weiter voneinander getrennt. Die Wand des Gefäßes ist sehr dick (ca. 70µm) und die Muskelschicht ist stark entwickelt. Beim Aal ist die Wand etwa 30µm dick und besonders dünn dort, wo sie am Knorpel angrenzt.Von den efferenten Branchialarterien nimmt nach LAURENT und DUNEL (1976) das arterio-venöse Blutsystem seinen Ursprung. Die efferente Branchialarterie gibt im Gegensatz zur afferenten Branchialarterie zahlreiche kleine Arterien ab, die dann parallel zur efferenten Branchialarterie laufen und das Kiemengewebe versorgen. Bei der Forelle sind diese Gefäße weniger zahlreich. Beim Barsch und bei der Forelle hat die efferente Branchialarterie, im Gegensatz zum Aal, auch direkte Verbindungen zu zahlreichen Kapillaren. Dieses Kapillarsystem mündet in Venen, die in die Branchialvene einmünden.

3.2. Die Kiemenblätter

Jeder Kiemenbogen ist auf seiner konvexen Fläche mit zwei Reihen von Kiemenblättern besetzt, die wie die Zinken eines zweireihigen Kammes alternierend nebeneinanderstehen, so daß die Basen der äußeren Reihe zwischen denen der inneren Reihe liegen, während die freien Enden auseinanderweichen (KRAUSE, 1923).

Die Kiemenblätter oder primären Anhänge des Kiemenepithels, Foliae branchiales (HARDER, 1964; RIESS, 1881), die von ZISWEILER (1976) als Kiemenblättchen, von NEWSTEAD (1967), HUGHES und GRIMSTONE (1965), MORGAN und TOVELL (1973), BROWN et al. (1968) als "gill filaments" und von LAURENT und DUNEL (1976, 1980) als "primary lamellae" bezeichnet werden, bilden sich nach HARDER (1964) aus dem entodermalen Gewebe, das auch die knöchernen Kiemenelemente überzieht. Sie sind in einer Doppelreihe angeordnet, wobei sich die vordere oder orale Halbkieme (Hemibranchie) eines Bogens an die hintere oder aborale Reihe des davorliegenden Bogens anlegt. Die beiden Hemibranchien eines Kiemenbogens ergeben zusammen eine Vollkieme (Holobranchie).

Entsprechend der Bogenform der kiementragenden Knochen und der gegebenen Raumverhältnisse sind die Kiemenblätter unterschiedlich lang, jedoch immer gerade so lang, daß die Partner zweier hinter-

einander gelegenen Kiemenbögen sich gerade an den Spitzen berühren. Die vordere Hemibranchie des ersten Kiemenbogens schmiegt sich an den Kiemendeckel oder auch an die Pseudobranchie an. Die hintere Hemibranchie des letzten Bogens legt sich an den Hinterrand des Kiemenspaltes (HARDER, 1964).

MORGAN und TOVELL (1973) beschreiben bei der Forelle (Salmo gairdneri) ein "interbranchial septum", das die beiden Hemibranchien entlang des ersten Drittels ihrer Länge miteinander verbindet. Seiner Topographie entsprechend dürfte es sich um das von DUVERNOY (1839) beschriebene "Diaphragme branchiale" handeln.

3.2.1. Die Kiemengräte

Jedes Kiemenblatt wird durch eine knöcherne oder knorpelige Gräte gestützt, die durch ein Band am Kiemenbogen befestigt ist(MORGAN und TOVELL, 1973) und durch einen Muskel bewegt wird (KRAUSE, 1923; BIJTEL, 1949; PASZTOR und KLEEREKOPER, 1962; HARDER, 1964; MORGAN und TOVELL, 1973).

Nach KRAUSE (1923) wird die Grundlage des Kiemenblattes beim Hecht (Esox lucius) von Bindegewebe gebildet, welches auch den knorpeligen Kiemenstrahl umhüllt und in welches die Blutgefäße eingebettet sind. Es soll zahlreiche sternförmige anastomosierende Zellen enthalten und sich unterhalb des Epithels zu einer homogenen Basalmembran verdichten, die sich in die Kiemenblättchen fortsetzt.

Die Achse des Kiemenblattes wird von einer dünnen Knorpelspange gebildet, die bei den von KUHN und KOECKE (1956) untersuchten Goldfischen (Carassius auratus) nur selten dicker als eine Zelllage wird und von einer festen Kollagenscheide überzogen ist. Die Knorpelspange liegt nicht median, sondern ist etwas zur afferenten Kiemenblattarterie (LEINER, 1938) hin verschoben und trägt auf der anderen Seite kleine Knorpelfortsätze. Nach SCHMID und MANN (1963) und MORGAN und TOVELL (1973) liegt die Knorpelspange peripher von der afferenten Kiemenblattarterie. Auf ein mehrschichtiges Perichondrium folgt in der Achse ein lockeres Mesenchym mit spärlichen kollagenen Fasern, das vorwiegend aus langgestreckten Fibrozyten und mit einzelnen Lymphozyten und Makropha-

gen gebildet wird. Dieses Mesenchym enthält auch die Gefäße und Kapillaren. Die Achse des Kiemenblattes wird gegen das bedeckende Epithel durch eine Basalmembran abgegrenzt, der auf der Innenseite langgestreckte Fibrozyten anliegen (SCHMID und MANN, 1963). RIESS (1881) gliedert die Kiemengräte in zwei Teile, einen langgestreckten säbelförmigen Körper und einen kurzen basalen Gelenkkopf. Der Körper zieht durch die ganze Länge des Kiemenblattes und verschmälert sich zum distalen Ende und zur Basis hin. Beim Barsch (Perca fluviatilis) ist die Kiemengräte entsprechend der Kiemenblätter sehr dick, beim Hecht (Esox lucius) dünner. Beim Lachs (Salmo salar) und Karpfen (Cyprinus carpio) sind die Flächen der Gräte gerippt, und ihr äußerer Rand ist mit Zähnen besetzt. An der Basis biegt sich der säbelförmige Teil nach innen (Hecht, Barsch) oder nach außen (Lachs, Cypriniden). An beiden Seiten dieses Hakens sitzen als "Gelenkkopf" zwei ohrenförmige Körper. Beim Perca fluviatilis und Esox lucius sind diese "Gelenkohren" nach innen, bei Salmo salar, Cyprinus carpio, Leuciscus rutilis, Carassius auratus und Cobitis fossilis nach außen gerichtet. Die Gelenkohren zweier benachbarter Kiemengräten derselben Kiemenblattreihe kehren einander Flächen zu, welche sowohl unter sich als auch der Fläche der Kiemengräte parallel sind. Die "Gelenkohren" einer Kiemengräte stoßen jedoch mit geneigten Flächen aufeinander und dieser Teil bekommt so das Aussehen einer Rolle. In der Rinne dieser Rolle liegt nach RIESS (1881) die Vene des Kiemenblattes.

Nach BIJTEL (1949) hat die Kiemengräte chondroiden Charakter. Die großen blasigen Zellen haben das Aussehen von Knorpelzellen und können sich auch so färben. Die Interzellularsubstanz ist bis auf eine dünne Lage reduziert, die den Rahmen zwischen den Zellen bildet. Zur Oberfläche der Kiemengräte hin nimmt die Interzellularsubstanz zu und ist in der Regel schwach verkalkt. Auf Querschnitten erscheint die Kiemengräte manchmal fast rund, aber zum größten Teil doch elliptisch, wobei sie in die Richtung divergiert, aus der das Wasser kommt. Auch bei allen von BIJTEL (1949) untersuchten Fischarten ist die Basis der Kiemengräte mehr oder weniger verbreitert und die Kiemengräten sind untereinander durch eine dünne bindegewebige Lage verbunden. In einer Rinne in der Basis verläuft die afferente Kiemenblattarterie. BIJTEL (1949)

vermeidet die Ausdrücke "Gelenkohren, Gelenkköpfe" (RIESS, 1881) und spricht von Syndesmosen.

Bei der Regenbogenforelle (Salmo gairdneri) beobachten MORGAN und TOVELL (1973) zahlreiche kleine Fortsätze der Kiemengräte, die senkrecht zum Knorpelstab liegen. Diese sollen als zusätzliche Stütze der Kiemenblätter dienen. Bei der nahe verwandten europäischen Forelle (Salmo trutta), die ansonsten denselben Aufbau der Kiemen wie Salmo gairdneri hat, sind diese Fortsätze nicht vorhanden. FAUSSEK (1902) charakterisiert die Kiemengräte als knorpeliges Stäbchen, welches von einer knöchernen Hülle eingeschlossen ist. Nach HARDER (1964) soll die Kiemengräte zur Versteifung des Kiemenblattes dienen. Den Elasmobranchiern (Plattenkiemer) fehlt ein solches Gebilde. Dafür besitzen sie ein kavernöses Gewebe im Innern ihrer Kiemenblätter und entlang dem Kiemenbogen, das als Schwellkörper wirkt und durch den Druck des Blutes die Blätter aufrichtet (HARDER, 1964; WRIGHT, 1973). Der Stör (Acipenser) hat ein gering entwickeltes kavernöses Gewebe und Kiemengräten (HARDER, 1964). RIESS (1881) schreibt der Kiemengräte neben der Aufgabe der Stütze des Kiemenblattes auch eine Bedeutung wegen ihrer Lagebeziehung zu den Gefäßen des Kiemenblattes zu.

3.2.2. Die Kiemenblattmuskulatur

Neben den stützenden Kiemengräten werden die Kiemenblätter auch durch eine spezielle Muskulatur in die richtige Stellung gebracht. Die Musculi adductores foliae sitzen, sich kreuzend, zwischen den Hemibranchien eines Kiemenbogens, während die Musculi abductores foliae zwischen der Basis der Kiemengräte und dem betreffenden Kiemenknochen sitzen (HARDER, 1964). Zwischen den beiderseitigen quergestreiften Muskeln erscheint der Querschnitt der Kiemenbogenarterie (KRAUSE, 1923).

DUVERNOY (1839) beschreibt, daß die Kiemenblätter an ihrer Basis durch eine Schicht von fibroelastischem Gewebe verbunden sind. Sie verbindet sowohl benachbarte Kiemenblätter einer Hemibranchie als auch die entsprechenden Kiemenblätter der zwei Hemibranchien eines Kiemenbogens. Er bezeichnet diese bindegewebige Schicht als "diaphragme branchial". Jeder Muskel entspringt an der Basis der Kiemenblätter, durchquert das Diaphragma und inseriert an einem

Band an dem entsprechenden Kiemenblatt der gegenüberliegenden Hemibranchie. WOSKOBOINIKOFF (1932) bestätigt diese Beobachtungen. DUVERNOY (1839) unterscheidet drei Typen von Kiemenblattmuskulatur. Bei Typ I und Typ II sind die Muskeln absolut unabhängig voneinander; bei Typ III sollen die Muskeln der gegenüberliegenden Kiemenblätter an einem Band inserieren, das sich wiederum in zwei dünne Bänder für die entsprechenden Kiemenblätter aufspaltet. DUVERNOY (1839) nennt diese Muskeln Adduktoren, d.h. sie sollen nur die freien Kiemenblattspitzen der gegenüberliegenden Kiemenblätter beider Hemibranchien eines Kiemenbogens zueinander hinbeugen.

RIESS (1881) unterscheidet zwei Typen von Adduktoren. Typ I beim Hecht (Esox lucius) und Barsch (Perca fluviatilis) entspricht dem Typ I von DUVERNOY (1839). Typ II beim Lachs (Salmo salar) und den Cypriniden (Cyprinus carpio, Carassius auratus, Cobitis fossilis, Leuciscus rutilis, Cobitis fossilis) ordnet RIESS (1881) dem Typ II und III von DUVERNOY (1839) zu. Nach seiner Beschreibung entspringt der Adduktorenmuskel vom Typ I an der Basis zweier benachbarter Kiemengräten und zieht schräg zur gegenüberliegenden Hemibranchie desselben Kiemenbogens. Die von der einen Seite kommenden Muskeln kreuzen sich mit denen der anderen. Die Kontraktion dieser Muskeln bewirkt bei jedem Kiemenblatt eine Drehbewegung um die Achse, die durch die Mitte der "Gelenkohren" zieht. Die Muskeln beim Typ II (Salmo salar und Cypriniden) sollen nach RIESS (1881) an einem Band entspringen, das zwischen den beiden Kiemenblattreihen, etwa in der Mitte zwischen Basis und Spitze der Kiemenblätter, an der Stelle, wo die Blätter sich voneinander trennen, hindurchzieht und die Kiemenblattreihen fest aneinander hält. An diesem Band setzen Muskeln an, welche zur Basis ziehen und abwechselnd an den Blättern der beiden Reihen inserieren. Diese Muskeln ziehen als Musculi adductores die Basalhälften der gegenüberliegenden Kiemenblätter aufeinander zu, während sich die Spitzen derselben entfernen. BIJTEL (1949) beschreibt beim Hecht (Esox lucius), europäischen Hundsfisch (Umbra krameri), Steinbeißer (Cobitus barbatula), Wels (Ameiurus nebulosus), Stichling (Gasterosteus aculeatus) und Barsch (Perca fluviatilis) die Musculi adductores vom Typ I. Sie entspringen in der verbreiterten Basis zweier aufeinanderfolgender Kiemengräten

einer Hemibranchie und inserieren an der Kiemengräte des gegenüberliegenden Kiemenblattes. Gemäß der Länge des Diaphragmas entspricht bei diesem Muskeltyp der muskulöse Anteil nur 1/3 bis 1/4 der Länge des Kiemenblattes. Die lange Sehne des Muskels teilt sich in zwei Teile und umschließt den Zweig der Arteria branchialis für das Kiemenblatt, der an der Seite der Kiemengräte entlangläuft. Die zwei Teile vereinigen sich wieder zu einer Sehne, die sich entlang der Kiemengräte anheftet. Bei der Kontraktion kommt es zu einer Drehbewegung des Kiemenblattes und der freien Enden der zwei Kiemenblattreihen. Bei Schleie (Tinca tinca), Plötze (Leuciscus rutilus), Karpfen (Cyprinus carpio), Elritze (Phoxinus phoxinus), gewöhnlicher Bitterling (Rhodeus amarus) und Salmo gairdneri findet BIJTEL (1949) den Musculus adductor vom Typ II vor. Bei diesen Fischen erstreckt sich das interbranchiale Septum (MORGAN und TOVELL, 1973) oder Diaphragme branchial (DUVERNOY, 1839) zwischen den benachbarten Hemibranchien bis zur Hälfte des Kiemenblattes. Diese Muskeln entspringen an der Kiemengräte wie die vom Typ I, nur nicht an der Basis, sondern entlang des Kiemenblattes. Die Sehnen der aufeinanderfolgenden Muskeln werden durch ein Band zusammengehalten, das in der Längsrichtung zwischen den Hemibranchien läuft. Dieses Ligament bildet das äußerste Ende des Diaphragmas und verbindet die sich kreuzenden Muskeln genau dort, wo Sehne und Muskel ineinanderübergehen. Durch die Bewegung der Muskeln strecken sich die gebogenen Enden der Kiemenblätter geringgradig. Die Musculi abductores setzen nach RIESS (1881) am oberen Rand der Gelenkohren der Kiemengräte an und inserieren in der Mitte des Kiemenbogenknochens. Die Muskeln liegen nur an der äußeren Kiemenblattreihe eines Kiemenbogens.

BIJTEL (1949) beschreibt bei den meisten ihrer untersuchten Fische eine dünne Muskelschicht an der Basis der oralen Hemibranchie eines jeden Kiemenbogens. Die Muskelfasern entspringen an der oralen Seite der Kiemengräte, oder auch wie bei Schleie, europäischem Hundsfisch, Plötze und Steinbeißer zu einem Teil auch von den Reusenzähnen. Die Muskelfasern inserieren an der verbreiterten Basis, entweder an der oralen Seite (Esox lucius), oder sie dringen in den Raum zwischen Knorpelgräte und Kiemenbogen ein und setzen dort an. Beim gewöhnlichen Bitterling (Rhodeus

amarus) und beim Stichling (Gasterosteus aculeatus) kann BIJTEL (1949) keine entsprechende Muskelschicht finden. Diese Muskelschicht kommt an der kaudalen Hemibranchie nicht vor. Ihr wird die Aufgabe der Abduktion zugeschrieben.

Nach PASZTOR und KLEEREKOPER (1962) sind die Musculi abductores beim gewöhnlichen Katzenwels (Ictalurus nebulosus) mit Adduktoren vom Typ I wesentlich kleiner als beim Karpfen (Typ II). Im Gegensatz zu RIESS (1881) und WOSKOBOINIKOFF (1932) glaubt BIJTEL (1949), daß die Kiemenblattmuskulatur bei der Zirkulation des Blutes durch die Kiemengefäße keine Rolle spielt. Nach ihrer Meinung sind sie nur von wesentlicher Bedeutung beim Ablauf der "coughing movements".

Nach PASZTOR und KLEEREKOPER (1962) wirken die Kiemenblattmuskeln während der Atmung ständig aktiv mit.

3.2.3. Blutgefäßsysteme im Kiemenblatt

Die Hauptaufgabe des Kiemenkreislaufes ist, das Blut zu den Kiemen zu leiten, wo Sauerstoff aufgenommen wird und der Überschuß an CO_2 und anderen Stoffen eliminiert wird (MUNSHI und SINGH, 1968). Nach der bisherigen Auffassung wird die Blutgefäßversorgung in den Kiemen folgendermaßen beschrieben. Das O_2-arme Blut gelangt von der Aorta ventralis in die parallel zum Kiemenbogen verlaufenden zuführenden (afferenten) Kiemenbogenarterien. Von dort zweigt in jedes Kiemenblatt eine afferente Kiemenblattarterie ab. Diese verläuft am Außenrand des Kiemenblattes, d.h. bei den oral gelegenen Blättern an der Hinterkante, bei den aboral gelegenen an der Vorderkante und gibt afferente Kiemenfaltenarterien ab, die sich innerhalb des Fältchens in ein Blutsinussystem ergießen. Nach dem Gas- und Ionenaustausch gelangt das Blut aus dem Sinussystem des Kiemenfältchens über eine wegführende (efferente) Kiemenfaltenarterie in das Sammelgefäß des Kiemenblattes, die efferente Kiemenblattarterie. Diese leitet das Blut weiter über die efferenten Kiemenbogenarterien, die proximal zur afferenten Kiemenbogenarterie verlaufen,in die Aorta dorsalis (KRAUSE, 1923; HARDER, 1964; SCHMID und MANN, 1963; ZISWEILER, 1976; MUUS, 1981). Die efferente Kiemenblattarterie wird von KRAUSE (1923) auch als "Vene" bezeichnet, ihr Aufbau charakterisiert sie aber

eindeutig als Arterie. Aber schon frühere Untersuchungen über das Gefäßsystem der Kiemen deuten daraufhin, daß die Gefäßversorgung im Kiemenblatt einen weitaus komplizierteren Aufbau aufweist als bisher in vielen Lehrbüchern angegeben wurde. Schon MÜLLER (1839) beschreibt als erster zwei unabhängige Blutgefäßsysteme in der Kieme, ein arterio-arterielles Blutgefäßsystem, das für den Gasaustausch verantwortlich ist, und ein arterio-venöses, dessen Aufgabe in der Ernährung bestimmter Regionen des Kiemenblattes besteht. Die nutritiven Gefäße sollen hauptsächlich von den efferenten Gefäßen des Kiemenbogens entspringen und die Kiemenblattmuskulatur versorgen. Andere kleine Arterien, die das Blut in die innere Region des Kiemenblattes leiten, haben ihren Ursprung in der efferenten Kiemenblattarterie. Das Zentrum eines jeden Kiemenblattes besteht aus einem venösen Gefäßnetz, das sich in die Kiemenbogenvene ergießt. Lymphatische Gefäße gibt es nach MÜLLER (1839) im Kiemenblatt nicht.

Auch RIESS (1881) beschreibt bei seinen Untersuchungen über den Blutkreislauf in den Kiemen zwei Blutgefäßsysteme, eines für die Atmung, das andere soll der Ernährung des Kiemenblattes dienen. Im Gegensatz zu MÜLLER (1839) behauptet RIESS (1881), daß das zentrale Gefäßnetz des Kiemenblattes nicht venöser Natur ist, sondern zum lymphatischen System gehört.

Das nutritive Gefäßsystem hat seinen Ursprung in den afferenten Arterien (RIESS, 1881).

Die Beobachtungen von RIESS (1881) stimmen überein mit den Untersuchungen von STEEN und KRUYSSE (1964), die hauptsächlich beim Aal (Anguilla anguilla), aber auch an elf anderen Fischarten durchgeführt wurden. In allen diesen, auf die Gefäßversorgung der Kiemen hin untersuchten Fischarten, beschreiben sie eine doppelt angelegte Gefäßversorgung. Sie bezeichnen die zwei Blutgefäßsysteme als "respiratory" und "non-respiratory pathway". STEEN und KRUYSSE (1964) beschreiben direkte Gefäßverbindungen zwischen den afferenten und efferenten Kiemenblattarterien an der Spitze (distales Ende) des Kiemenblattes und Verbindungen zwischen dem zentralen lymphatischen Raum und den afferenten und efferenten Kiemenblattarterien. Ebenso soll es eine direkte Verbindung zwischen dem zentralen lymphatischen Raum und dem Hauptlymphgefäß an der Basis des Kiemenblattes geben, die die lymphatische Natur des Kie-

menblattsinus bestätigen soll. Nach ihren Ausführungen hat also das Blut, das über die afferenten Kiemenblattarterie in das Kiemenblatt fließt, mehrere Möglichkeiten, in die efferente Kiemenblattarterie zu gelangen, zum einen über die Kiemenfalten oder über einen zentralen lymphatischen Raum (central lymphatic compartment oder central cavity) oder direkt von der afferenten Kiemenblattarterie in die efferente Kiemenblattarterie über das distale Ende des Kiemenblattes. Durch diesen doppelt angelegten Blutkreislauf, so argumentieren STEEN und KRUYSSE (1964) ist es dem Aal (Anguilla anguilla) möglich, die O_2-Aufnahme entsprechend seinem Bedarf zu regulieren. Während einer Ruhephase kann das Blut durch den zentralen lymphatischen Raum im Kiemenblatt die respiratorischen Kiemenfalten umgehen. Bei aktiven Phasen dagegen zirkuliert das Blut durch die respiratorischen Kiemenfalten.

Nach RICHARDS und FROMM (1969) sollen bei der Regenbogenforelle (Salmo gairdneri) wie beim Aal (STEEN und KRUYSSE, 1964) Lymphgefäße oder die afferenten Kollateralgefäße direkt mit dem Kiemenblattsinus ("filamental sinus") in bestimmten Abständen entlang des ganzen Kiemenblattes in Verbindung stehen. Zwischen den Lymphgefäßen und der afferenten Kiemenblattarterie an der Basis des Kiemenblattes bestehen ebenfalls Gefäßverbindungen.

LAURENT und DUNEL (1976) beschreiben beim Barsch (Perca fluviatilis), bei der Regenbogenforelle (Salmo gairdneri) und beim Aal (Anguilla anguilla) ein arterio-arterielles Blutgefäßsystem, das die respiratorische Funktion erfüllt. Es umfaßt die afferente Kiemenbogenarterie, die afferente Kiemenblattarterie, die Kapillaren in den Kiemenfalten und die efferente Kiemenblattarterie und efferente Kiemenbogenarterie. Daneben gibt es ein arterio-venöses Gefäßsystem, das sowohl aus der Kiemenbogenarterie und aus den Kiemenblattarterien entspringt. Dieses System schließt auch den zentralen venösen Sinus (central venous sinus) im Kiemenblatt und einige kleine Venen ein und ist mit den Kiemenbogenvenen verbunden. Jeder Kiemenbogen hat eine große Vene, die mit der Vena jugularis in Verbindung steht. Beim Aal (Anguilla anguilla) stellen LAURENT und DUNEL (1976) Verbindungen zwischen dem zentralen venösen Sinus und der afferenten Kiemenblattarterie fest, im Gegensatz zur Regenbogenforelle und Barsch. Das Fehlen von kommunizierenden Gefäßen zwischen der afferenten Kiemenblattarterie oder

den afferenten Kiemenfaltenarterien und dem "central venous sinus" bei der Forelle und beim Barsch macht einen direkten Blutfluß zwischen afferenten und efferenten Kiemenblattarterien, wie ihn STEEN und KRUYSSE (1964) vorschlagen, über den zentralen venösen Sinus unmöglich.

Die Blutverteilung in den Kiemenblättern entlang des Kiemenbogens wird wahrscheinlich von einem Sphinkter kontrolliert, der die efferenten Kiemenblattarterien umgibt, nahe der Verbindungsstelle mit der Kiemenbogenarterie. Die Sphinkteren weisen glatte Muskelzellen auf (LAURENT und DUNEL, 1980). Nach MORGAN und TOVELL (1973) gibt es bei der Regenbogenforelle keine Gefäße, die die afferente Kiemenblattarterie mit dem zentralen Gefäßnetz (central vascular network) verbinden.

Das nicht respiratorische (nutritive) Gefäßsystem der Kiemen von Tilapia mossambica (Moçambique-Buntbarsch) umfaßt einige Gefäßverbindungen zwischen der afferenten Kiemenblattarterie und dem zentralen venösen Sinus. Die efferente Kiemenblattarterie jedoch ist durch regelmäßig angeordnete Anastomosen direkt und manchmal auch über nutritive Gefäße indirekt mit dem zentralen Sinus verbunden. Direkte Verbindungen zwischen den Kiemensinusoiden in den Kiemenfalten und dem zentralen Sinus, wie sie STEEN und KRUYSSE (1964) beim Aal beschreiben, können VOGEL et al. (1973) bei Tilapia mossambica nicht feststellen. Bei der Regenbogenforelle (Salmo gairdneri) weist VOGEL (1978) arteriovenöse Anastomosen zwischen dem zentralen Sinus und zwei kleinen Arterien, die parallel zur afferenten Kiemenblattarterie verlaufen, nach. Die zwei Arterien entspringen aber nicht, wie erwartet, aus der afferenten Kiemenblattarterie, sondern aus der efferenten Kiemenblattarterie, dort wo sie in die efferente Kiemenbogenarterie mündet. Auch OLSON (1983) bestätigt die Anwesenheit zweier verschiedener Blutwege innerhalb des Kiemenblattes. Ein arterio-arterieller Blutkreislauf über die respiratorischen Kiemenfalten und einen zweiten Blutkreislauf, der nur auf das Kiemenblatt selbst beschränkt bleibt und den zentralen Kiemenblattsinus beinhaltet.

Nach FARRELL (1980) übernimmt bei Ophiodon elongatus (Grünling) das venolymphatische Gefäßnetz die nutritive Funktion. Die Hauptlymphgefäße liegen parallel zur afferenten Kiemenblattarterie und efferenten Kiemenblattarterie und zum zentralen Sinus, der sich

im Zentrum des Kiemenblattes befindet. Für die Kiemenfalten soll bei Ophiodon elongatus ein separates Lymphgefäßsystem existieren, das in den zentralen Sinus mündet.

Bei der Regenbogenforelle verbinden kleine Kapillaren die efferente Kiemenblattarterie direkt mit dem zentralen Sinus (VOGEL et al., 1976; VOGEL, 1978), im Gegensatz zu Ophiodon elongatus, bei dem keine direkten Verbindungen zwischen efferenter Kiemenblattarterie und dem zentralen Sinus vorkommen (FARRELL, 1980).

Drei mögliche Blutkreisläufe in der Kieme beim getüpfelten Gabelwels (Ictalurus punctatus) beschreiben BOLAND und OLSON (1979). Erstens den Atmungskreislauf, der die Kiemenblattarterien, die respiratorischen Kiemenfalten und die Kiemenfaltenarterien beinhaltet. Daneben besteht ein nutritives System von der efferenten Kiemenblattarterie über kleine nutritive Kapillaren in die Kiemenblattvenen, und drittens soll ein interlamellarer Kreislauf vorkommen, bei dem kleine prälamellare arterio-venöse Anastomosen, die afferente Kiemenblattarterie mit einer Reihe von Gefässen, die unter dem Kiemenblattepithel liegen, verbinden.

3.2.3.1. Die Kiemenblattgefäße

Nach RIESS (1881) verläuft die afferente Kiemenblattarterie an der Knorpelgräte entlang bis zur Spitze. Vom Austritt aus der Arteria branchialis an soll sie keine eigene Wandung mehr haben, denn diese wird von der Knorpelgräte gebildet. Die Kiemenblattarterie soll durch die Kiemengräte zusammengedrückt werden, so daß sie sich seitlich ausbuchten muß. Beim Hecht (Esox lucius) ist diese Einschnürung nur kurz, beim Lachs (Salmo salar) und den untersuchten Cypriniden reicht diese Einschnürung bis zur Mitte des Kiemenblattes. Nach der Einschnürung erweitert sich das Gefäß wieder. Von dieser Stelle an bekommt das Gefäß eine vollständig eigene Wandung, wird aber von einer Bindegewebsscheide an die Kiemengräte angeheftet. Diese Bindegewebsscheide ist auch mit dem Musculus adductor verbunden. Außerdem beschreibt RIESS (1881) bei seinen untersuchten Fischen eine "bulböse Anschwellung", deren Wandung doppelt so dick ist wie die des nachfolgenden Gefäßes. Diese bulböse Anschwellung liegt an der Stelle, wo sich die gegenüberliegenden Blätter vollständig trennen. Bei den Cypriniden

stehen diese Erweiterungen der Arterien der einen Kiemenblattreihe unter sich in Verbindung.

Ähnliche aneurysmenähnliche Erweiterungen ("blebs") stellt FROMM (1974) in den afferenten Kiemenblattarterien der Regenbogenforelle fest. Sie liegen am distalen Ende des Septums, das die Kiemenblätter einer Holobranchie miteinander verbindet. Auch LAURENT und DUNEL (1976) beschreiben bei der Regenbogenforelle und dem Barsch Erweiterungen der afferenten Kiemenblattarterie dort, wo sich die beiden Hemibranchien voneinander trennen.

Die Vene des Kiemenblattes (entspricht der efferenten Kiemenblattarterie) verläuft an der äußeren Kante des Kiemenblattes (RIESS, 1881; LAURENT und DUNEL, 1976; FARRELL, 1980) und hat etwa in der Mitte des Kiemenblattes den größten Querschnitt (RIESS, 1881). Nach FROMM (1974) verläuft bei der Regenbogenforelle ein Gefäß parallel zur afferenten Kiemenblattarterie. Zwischen diesem Gefäß und den afferenten Kiemenfaltengefäßen scheinen Verbindungen zu bestehen.

Ein Gefäßpaar, das dorsal und ventral der Innenseite der afferenten Kiemenblattarterie liegt, beschreibt FARRELL (1980) bei Ophiodon elongatus (Grünling). Er bezeichnet dieses Gefäßpaar als "afferent companion vessels". Diese beiden Gefäße sind untereinander durch ein Kapillarnetz verbunden. Ein einziges großes Gefäß begleitet die efferente Kiemenblattarterie, und sie stehen miteinander in Verbindung.

Zwei kleine Kiemenblattarterien, die bei der Forelle parallel zur afferenten Kiemenblattarterie verlaufen, bezeichnet VOGEL (1978) als "Fromm's Arterien". Sie sollen aus der efferenten Kiemenblattarterie oder aus der efferenten Branchialarterie entspringen. BOLAND und OLSON (1979) beschreiben beim Gabelwels zwei große Kollateralgefäße, die entlang der afferenten Kiemenblattarterie liegen. Sie münden anscheinend in das venöse Gefäßnetz an der Basis des Kiemenblattes.

Nach VOGEL et al. (1974) ist das Endothel der Kiemenblattarterien im allgemeinen flach und die Kerne der Endothelzellen gelegentlich gelappt. Zusätzlich zu mikropinocytotischen Vesikeln nahe der Zellmembran enthalten die Endothelzellen zahlreiche ovale oder längliche dunkle Körper, die Pigmentgranula ähneln. Die mei-

sten gleichen den spezifischen Endothelorganellen, die von WEIBEL und PALADE (1964) beschrieben worden sind. Es kommen auch einige Glykogen-Granula und in der Längsrichtung angeordnete Filamente regelmäßig in den Zellen vor.

3.2.3.2. Die Morphologie und Funktion des zentralen Kiemenblattsinus

Bei Untersuchungen über den Blutkreislauf in den Kiemen stellen STEEN und KRUYSSE (1964) die Bedeutung dieses zentralen lymphatischen Raumes (central lymphatic cavity oder central lymphatic compartment; LAURENT und DUNEL, 1976, 1980; VOGEL et al., 1973, 1974, 1976, 1978: central venous sinus; MORGAN und TOVELL, 1973: central vascular network, central channel; RICHARDS und FROMM, 1969; FARRELL, 1980; VOGEL et al., 1973; OLSON, 1983: central sinus; OLSON, 1983; RICHARDS und FROMM, 1969: filamental central sinus) für die Bildung eines alternativen Blutweges durch das Kiemenblatt heraus. Dieser Raum enthält nach STEEN und KRUYSSE (1964) immer eine gewisse Anzahl von Blutzellen. Die Wand ähnelt der eines Lymphgefäßes und wird von flachen Endothelzellen gebildet. Beim Aal steht dieser zentrale Raum mit einem Lymphgefäß im Kiemenbogen in Verbindung und zusätzlich verlaufen kleinere Lymph- und Blutgefäße parallel zu den afferenten und efferenten Kiemenblattarterien. Mit der afferenten Kiemenblattarterie ist er durch Anastomosen verbunden, mit der efferenten über Poren.

Durch Füllung mit einem Kunststoffgemisch und anschließender Darstellung mit dem Rasterelektronenmikroskop stellt FARRELL (1980) die Ausdehnung des zentralen Sinus im Kiemenblatt bei Ophiodon elongatus (Grünling) dar. Der zentrale Sinus endet an der Basis blind und er steht nur mit den efferenten und afferenten Kollateralgefäßen in Verbindung. Ein zweites wesentlich feineres Gefäßnetz liegt zwischen dem zentralen Sinus und der Basis der Kiemenfalten. Die einzige Verbindung zum zentralen Sinus besteht in der Nähe der Kiemengräte und soll die Lymphdrainage für die Kiemenfalten darstellen.

Bei der Regenbogenforelle bilden kleine Kapillaren direkte Verbindungen zwischen der efferenten Kiemenblattarterie und dem zentralen Sinus (VOGEL et al., 1976; VOGEL, 1978). Bei Ophiodon

elongatus jedoch kommen keine direkten Verbindungen zwischen der efferenten Kiemenblattarterie und dem zentralen Sinus vor.

Bei Tilapia mossambica (Moçambique-Buntbarsch) stellt sich der zentrale venöse Sinus des Kiemenbalttes als unregelmäßig gestalteter Kanal dar, der sich von der Spitze des Kiemenblattes bis zur Basis erstreckt und schließlich in das große Venensystem des Kiemenbogens münden soll, welches sich zwischen efferenter und afferenter Kiemenbogenarterie befindet. Die Wand des zentralen venösen Sinus ist extrem dünn und besteht nur aus der Basalmembran und einer dünnen Endothelschicht. Muskelzellen werden nicht gesehen, nur einige Adventitiazellen. Der Hauptteil des zentralen venösen Sinus liegt zwischen der efferenten Kiemenblattarterie und der Knorpelgräte und zwei große Zweige laufen parallel zum Knorpel entlang der afferenten Kiemenblattarterie. Verbindungen zwischen dem zentralen venösen Sinus oder seinen Zweigen und dem Gefäßsystem der Kiemenfalten wie beim Aal (STEEN und KRUYSSE, 1964) beschreiben VOGEL et al. (1973) bei Tilapia mossambica nicht.

Für LAURENT und DUNEL (1976) ist der zentrale venöse Sinus der wichtigste Bestandteil des arterio-venösen Systems. Beim Aal (Anguilla anguilla) hat der zentrale venöse Sinus eine sackähnliche Form. Von ihm gehen Gefäße aus, die rund um die afferente Kiemenblattarterie ziehen, aber nicht um die efferente Kiemenblattarterie. Beim Barsch (Perca fluviatilis) und bei der Regenbogenforelle (Salmo gairdneri) bildet der zentrale venöse Sinus zahlreiche Ausbuchtungen aus. Der zentrale venöse Sinus wird von einem dünnen Endothel begrenzt. Zwischen dem Endothel und der Basalmembran des Kiemenblattepithels liegt eine Schicht mit kollagenem Material, die von einer dünnen Basallamina umgeben wird. Zahlreiche Nervenfasern dringen in diese Kollagenschicht ein (LAURENT und DUNEL, 1980). Beim Gabelwels (Ictalurus punctatus) stellt sich der zentrale Sinus als eine Fläche aus exakt nebeneinander angeordneten Gefäßen dar, die sich in der Mitte des Kiemenblattes ausdehnen (BOLAND und OLSON, 1979).

Nach OLSON (1983) richtet sich die Gestalt des zentralen venösen Sinus nach dem Injektionsdruck, der bei der Füllung der Gefäße mit einem Kunstharz ausgeübt wird. Bei niedrigem Druck erscheint der zentrale venöse Sinus als geordnetes Gefäßnetz im Inneren

des Kiemenblattes. Bei höherem Druck wird der Sinus mehr und mehr ausgedehnt und erscheint "sackähnlich". Dies entspricht dem Bild, wie es bei der Forelle (MORGAN und TOVELL, 1973; LAURENT und DUNEL, 1976, 1980; VOGEL, 1978), beim Grünling (FARRELL, 1980), beim Barsch (LAURENT und DUNEL, 1976) und beim Aal (LAURENT und DUNEL, 1976; STEEN und KRUYSSE, 1964) dargestellt wurde. Auch die exakte Anordnung der Gefäße beim Gabelwels (BOLAND und OLSON, 1979) verschwindet bei höherem Injektionsdruck, und die Gesamtheit der Gefäße ähnelt einem Sinus.

Aber weder FROMM (1974) noch CAMERON (1974) gelingt es mit Mikrofilinjektionen (flüssiges Silikon) bei der Regenbogenforelle oder mit radioaktiv markierten Teilchen bei der Rutte (Lota lota), sibirischen Äsche (Thymallus arcticus) und nordamerikanischem Sauger (Catostomus catostomus), den Blutfluß durch einen zentralen Raum im Kiemenblatt zu beobachten. FROMM (1974) versucht dieses Ergebnis dadurch zu erklären, daß die Fische während des Versuches gestreßt waren, d.h. ihr Plasmakatecholaminspiegel ziemlich hoch war. Aus den Untersuchungen von STEEN und KRUYSSE (1964) und RICHARDS und FROMM (1969) ist bereits bekannt, daß unter Adrenalineinfluß der Blutfluß vorzugsweise über die Kiemenfalten führt und weniger durch den zentralen venösen Sinus. Die Morphologie und die Funktion des zentralen venösen Sinus sind daher noch immer nicht vollständig geklärt.

STEEN und KRUYSSE (1964) sind der Ansicht, daß der zentrale Kiemenblattsinus die Möglichkeit eröffnet, daß das Blut aus der afferenten Kiemenblattarterie die efferente Kiemenblattarterie unter Umgehung der respiratorischen Kiemenfalten erreichen kann. Auf diese Weise könnte der Umfang des Gas- und Ionenaustausches entsprechend den Bedürfnissen des Fisches geregelt werden. Für BOOTH (1978) hat dagegen diese Eigenschaft eine untergeordnete Bedeutung.

Nach FARRELL (1980) dient der zentrale Sinus dazu, die Lymphe, die sich in den Lymphspalten zwischen den Pillarzellen und dem Epithel ansammelt, zum Sinus venosus über begleitende Gefäße weiterzuleiten.

Nach VOGEL et al. (1973, 1978) könnte das Blut aus dem zentralen Sinus über eine Kiemenbogenvene zum Herzen zurückgeführt werden und somit ein Teil des mit O_2 angereicherten Blutes dem Körper-

kreislauf entzogen werden. Dies soll bei Ruheperioden von Vorteil sein. Ebenso könnte der zentrale venöse Sinus als Blutreservoir fungieren, da die sehr dehnbaren Wände des zentralen Sinus größere Kapazitätsschwankungen zulassen.

Nach BOLAND und OLSON (1979) und OLSON (1983) läßt die große Dehnbarkeit des zentralen Sinus vermuten, daß der Sinus den Blutfluß im Kiemenblatt vielleicht durch transmurale Druckänderungen anderer Kiemenblattgefäße beeinflußt.

Eine mögliche Funktion des zentralen venösen Sinus könnte, analog dem kavernösen Gewebe bei Elasmobranchiern (WRIGHT, 1973), die zusätzliche Unterstützung der Kiemenblätter sein. Neben der Knorpelgräte könnte der zentrale venöse Sinus als Stütze wirken und zusätzlich die Position des Kiemenblattes durch Speicherung von Blut ändern. Folglich könnte sich daraus eine Änderung des Gas- und Ionenaustausches in den Kiemenfalten ergeben (LAURENT und DUNEL, 1976). BOOTH (1978) vermutet, daß Änderungen des hydrostatischen Druckes zusammen mit der dehnbaren Wand des zentralen Sinus (VOGEL et al., 1973) die Stellung der Kiemenfalten gegenüber dem Wasserstrom verändern könnten.

GIRARD und PAYAN (1980) nehmen an, daß bei Streß der zentrale Sinus entleert wird und so zusätzlich O_2-reiches Blut für den Fisch zur Verfügung steht. Da beim Gabelwels der zentrale Sinus mit O_2-armem Blut aus der afferenten Kiemenblattarterie versorgt wird, würde nach BOLAND und OLSON (1979) die Entleerung des zentralen Sinus dem Fisch bei Streß nicht von Nutzen sein können. Sie halten es vielmehr für wahrscheinlich, daß die Anwesenheit der vielen Leukozyten (mehr als 50%) bei der Forelle (SKIDMORE und TOVELL, 1972) und beim Gabelwels ein Hinweis auf die mögliche Funktion des zentralen venösen Sinus als Speicher für Leukozyten und auf seine immunologische Funktion sein könnte.

3.2.3.3. Faktoren, die die Blutzirkulation beeinflussen

Nach STEEN und KRUYSSE (1964) beeinflussen Adrenalin und Acetylcholin nicht nur die Änderung des Gefäßwiderstandes in den Kiemen, sondern auch den Weg, den das Blut nimmt, wenn es durch die Kiemen fließt. Beim Aal (Anguilla anguilla) fließt das Blut unter

dem Einfluß von Adrenalin nur durch die Kiemenfalten, bei Acetylcholin dagegen zirkuliert das Blut durch den zentralen Raum im Kiemenblatt unter Umgehung der Kiemenfalten direkt zwischen der afferenten und efferenten Kiemenblattarterie über die Kiemenblattspitze. RICHARDS und FROMM (1969) bestätigen die Ergebnisse von STEEN und KRUYSSE (1964) und betonen aber, daß bei der Regenbogenforelle der Blutfluß zwischen einem "rein cholinergen" (Blut fließt nur durch Kiemenblattsinus) und einem "rein adrenergen" (Blut fließt nur über die Kiemenfalten) variieren kann. Sie nehmen an, daß Acetylcholin eine Vasokonstriktion der Arteriolen in den Kiemenlamellen hervorruft und Adrenalin eine Vasodilatation der lamellären Arteriolen bewirkt und eine Kontraktion der arterio-venösen Anastomosen.

GIRARD und PAYAN (1980) stellen fest, daß Epinephrin die Zirkulation des Blutes durch den zentralen venösen Sinus vermindert, indem die arterio-venösen Anastomosen geschlossen werden (α-Effekt) und daß Epinephrin den Blutfluß durch die Kiemenlamellen erhöht (β-Effekt).

MOTT (1951) berichtet, daß kleine Mengen von Histamin beim Aal (Anguilla anguilla) einen Blutdruckabfall verursachen und der Herzschlag sich verlangsamt. Adrenalin erweitert die Branchialgefäße und verengt die Kapillaren. Nach Gabe von Acetylcholin kommt es ebenfalls zu einer Verlangsamung des Herzschlages und oft zu einem Blutdruckabfall.

Nach Injektion von Adrenalin beim Aal (Anguilla anguilla) stellen HUGHES und PEYRAUD (1982) fest, daß es zu einem, über α-Rezeptoren vermittelten Schluß der Anastomosen zwischen der afferenten Kiemenblattarterie und dem zentralen Raum im Kiemenblatt kommt. Das heißt jedoch nicht, daß das gesamte Blut gezwungenermaßen durch die respiratorischen Kiemenfalten zirkulieren muß. Besonders beim Aal, so HUGHES und PEYRAUD (1982), besteht die Möglichkeit, daß der Blutfluß durch Randkanäle (marginal channels) oder durch proximal in den Kiemenfalten liegende Kanäle führt, bei denen die Diffusionsstrecke für Gas zwischen Wasser und Blut besonders groß sein würden. HUGHES und PEYRAUD (1982) bezeichnen diese Blutwege durch die Kiemenfalten als "intralamellar shunts". CAMERON (1974) schließt aus seinen Versuchen mit der Rutte (Lota

lota), sibirischen Äsche (Thymallus arcticus) und dem nordamerikanischen Sauger(Catostomus catostomus), bei welchen er die Verteilung von radioaktiv markierten Cr^{51}- und Sr^{85}-Teilchen nach Gabe von Adrenalin und Acetylcholin beobachtete, daß diese keinen schätzbaren Einfluß auf die Blutverteilung in der Kiemen haben sollen.

3.2.4. Das Epithel des Kiemenblattes

RIESS (1881) beschreibt am Kiemenbogen und am äußeren und inneren Rand der Kiemenblätter zwei Zellschichten, eine tiefere aus rundlichen und eine obere aus platten Zellen bestehende Schicht. Beim Hecht liegen zwischen den Kiemenfalten die Epithelzellen in vielen Schichten übereinander. Auch zwischen den Kiemenblättern, also am Kiemenbogen, bildet das Epithel vielschichtige Polster. Hier liegen ebenso wie an der Spitze des Kiemenblattes zwischen den kubischen Epithelzellen auch Becherzellen (KRAUSE, 1923).

Nach HARDER (1964) sind die Kiemenblätter meist von einem einfachen Pflasterepithel überzogen, unter dem eine Lage Bindegewebe liegt, das die afferenten und efferenten Arteriolen sowie Nervenfasern enthält. An der Basis der Kiemenfalten sitzen acidophile Zellen (A-Zellen) oder chloridsezernierende Zellen, große Zellen mit großem Kern. Nach KUHN und KOECKE (1956) liegt das mehrschichtige Epithel bei Carassius auratus auf einer Basalmembran und setzt sich aus verschiedenen großen Zellen zusammen. Sie unterscheiden große Zellen, die vorwiegend an der Epitheloberfläche liegen, mit lockerem wabigen Cytoplasma und ovalem bis rundem Kern. Dieser Zelltyp kommt auch in tieferen Schichten vor. Tiefer im Epithel überwiegen kleinere Zellen mit dichterem Plasma und kleineren Kernen als beim vorherigen Zelltyp. Die Form der Kerne ist unregelmäßig und die Größe variabel. Auffallend sind die zur Kerngröße relativ großen Nukleoli. Teils an der Basis, teils oberflächlich sind sehr große Zellen eingestreut mit stark vakuolisiertem Plasma und schattenhaft anfärbbaren Granula. Diese Zellen entsprechen den azidophilen Zellen nach LEINER (1938). Nach KUHN und KOECKE (1956) besitzen diese Zellen keinen Zellporus. Vor allem oberflächlich, aber auch in tieferen Epithelschichten an der Basis liegen die Becherzellen mit Schleim oder dessen Vor-

stufen. Sehr vereinzelt finden sich Zellen, deren Zelleib prall gefüllt ist mit rundlichen Granula und einem unregelmäßig geformten kleinen Zellkern. Sie kommen in allen Schichten des Epithels vor. Es sind keine Mastzellen oder ähnliche Mesenchymzellen und auch keine Pigmentzellen. KUHN und KOECKE (1956) vermuten, daß es sich um Vorstufen der azidophilen Zellen handelt. Zum Teil wird das Epithel auch ohne besonderen Veränderungen von kleinen Lymphozyten durchsetzt. Nach SKIDMORE und TOVELL (1972) kann das Epithel auch Granulozyten enthalten.

An der Kuppe des Kiemenblattes sitzt das Epithel haubenförmig in vielschichtiger Lage auf (SCHMID und MANN, 1963; BROWN et al., 1968) und nimmt fast mesenchymalen Charakter an. Diese Verdickung ist besonders deutlich bei der Regenbogenforelle und in ähnlicher Weise auch beim Barsch (SCHMID und MANN, 1963).

Nach KUHN und KOECKE (1956) und HARDER (1964) soll an den Enden der Kiemenblätter ihre Wachstumszone liegen. MORGAN und TOVELL (1973) beschreiben im Kiemenblattepithel der Regenbogenforelle neben Schleimzellen und Chloridzellen auch "dark cells" (dunkle Zellen), von denen sie annehmen, daß sie degenerierende Formen von unspezialisierten Epithelzellen sein könnten. Daneben kommen auch noch zahlreiche Zellen vor, die eine Anzahl von Vakuolen enthalten und deren Zellorganellen geschwollen oder in Bruchstücke zerfallen sind. Die bisher genannten spezialisierten Zellen werden an späterer Stelle noch ausführlich beschrieben.

3.3. Die Kiemenfalten

3.3.1. Blutgefäße in den Kiemenfalten

Nach RIESS (1881) gibt die Kiemenblattarterie für jede Kiemenfalte des Kiemenblattes auf beiden Seiten ein Gefäß, die Kiemenfaltenarterie ab. Beim Lachs und den untersuchten Cypriniden haben mitunter mehrere Gefäße eine gemeinsame Wurzel. Diese Kiemenfaltenarterien lösen sich, sobald sie in die Kiemenfalte eingetreten sind, in ein Kapillarnetz auf. Diese Kapillaren sind nach RIESS (1881) so klein, daß die Blutkörperchen nur einzeln passieren können. Die Kapillaren einer Falte vereinigen sich wieder zu einer Vene, die in die Kiemenblattvene einmündet.

Bei der Regenbogenforelle entläßt die afferente Kiemenblattarterie (afferent primary artery) die Kiemenfaltenarterien (afferent secondary arteries), die mit bis zu drei Kiemenfalten in Verbindung stehen (LAURENT und DUNEL, 1976). Nach FARRELL (1980) versorgt beim Grünling (Ophiodon elongatus) eine einzige Kiemenfaltenarterie (afferent lamellar artery) auch eine einzige Kiemenfalte. Die Kiemenfaltenarterien für die dorsale und ventrale Seite des Kiemenblattes sind ganz verschieden voneinander und bilden zwei getrennte Gefäßreihen. Weiter distal am Kiemenblatt, ungefähr in der Mitte des Kiemenblattes, verschmelzen die dorsalen und ventralen Kiemenfaltenarterien an ihrem Ursprung und ein einziges Gefäß verbindet sie mit der afferenten Kiemenblattarterie. Gelegentlich teilt sich eine Kiemenfaltenarterie auf, um zwei benachbarte Lamellen auf derselben Kiemenblattseite zu versorgen. Die efferenten Kiemenfaltenarterien sind immer kurz und ungeteilt (FARRELL, 1980).

Bei der Regenbogenforelle sind die efferenten Kiemenfaltenarterien wesentlich kürzer als die afferenten. Im allgemeinen entläßt jede Kiemenfalte nur eine efferente Kiemenfaltenarterie, gelegentlich vereinigen sich auch zwei, um gemeinsam in die efferente Kiemenblattarterie zu münden (FROMM, 1974). RICHARDS und FROMM (1969) vermuten Muskelzellen in den Gefäßwänden der afferenten und efferenten Kiemenfaltenarterien.

Nach MUNSHI und SINGH (1968), die die Gefäßversorgung in den Kiemen von verschiedenen indischen Süßwasserfischen untersucht haben, besteht die Wand der kleinen Arterien und Arteriolen aus einer endothelialen Intima, einer Media aus Muskelzellen und einer Adventitia aus Bindegewebe.

MORGAN und TOVELL (1973) meinen, daß die afferente Kiemenblattarterie und die afferente Kiemenfaltenarterie bei der Forelle eine Lamina muscularis (muscular wall) besitzen und deshalb in der Lage sind, unabhängig den Blutfluß und die Blutverteilung zu regulieren.

NEWSTEAD (1967) kann in der Wand der afferenten und efferenten Kiemengefäße keine Strukturen feststellen, die auf eine Spezialisierung der Gefäßwand zur Kontrolle des Blutflußes schließen lassen würden. FARRELL (1980) schreibt, daß über die Kontrolle des

Blutflusses durch die afferente Kiemenfaltenarterie beim Fisch, ob sie neural, humoral oder über Muskelzellen geschieht, oder ob es sie überhaupt gibt, nichts bekannt ist.

3.3.2. Anordnung und Aufbau der Kiemenfalten

Nach MUNSHI und SINGH (1968) liefert das mikrozirkulatorische System der Kiemenfalten die morphologische und funktionelle Basis für den Austausch von Gas und Ionen bei der Atmung, Osmoregulation und Exkretion. Die Kiemenfalten stellen nach BETTEX-GALLAND und HUGHES (1973) die funktionellen Einheiten dar, die den Alveolen in den Lungen entsprechen. Die vordere und hintere Fläche des Kiemenblattes sind mit niedrigen Querfalten besetzt, die senkrecht zur Längsachse des Kiemenblattes stehen, den Kiemenblättchen (KRAUSE, 1923; SKIDMORE und TOVELL, 1972).

HUGHES und GRIMSTONE (1965), MORGAN und TOVELL (1973) und BROWN et al. (1968) bezeichnen sie als "secondary lamellae", RIESS (1881) als Kiemenblattfalten, ZISWEILER (1976), SCHULZ (1960) als sekundäre Kiemenfältchen, KRAUSE (1923), WELSCH (1973) als Kiemenblättchen, HARDER (1964), FAUSSEK (1902) und BIERTHER (1970) als Kiemenlamelle, MOROFF (1902) als sekundäres Kiemenblättchen, KUHN und KOECKE (1956) als respiratorische Falten und NEWSTEAD (1967) als "respiratory lamellae".

Die Kiemenlamellen entspringen alternierend von der oberen und unteren Fläche des Kiemenblattes, und auch die Kiemenlamellen zweier aufeinanderfolgender Kiemenbögen liegen alternierend zueinander (HUGHES und GRIMSTONE, 1965; MORGAN und TOVELL, 1973). Sie haben eine annähernd dreieckige Gestalt (HUGHES und GRIMSTONE, 1965), wobei die Spitze des Dreieckes etwas verschoben ist und näher an der Seite liegt, wo die efferente Kiemenblattarterie verläuft. Die Spitze zeigt auch in Richtung des Wassereintritts (HUGHES, 1966; HUGHES und MORGAN, 1973; MORGAN und TOVELL, 1973). Die genaue Form der Kiemenlamellen ist charakteristisch für die einzelnen Fischarten (BYCZKOWSKA-SMYK, 1958, 1959a, b).

Die respiratorischen Falten bei der Karausche ragen nicht sehr weit über das Epithel hinaus, im Gegensatz zur Regenbogenforelle

und zur Rotfeder (Scardinius erythrophthalmus), die sehr hohe Kiemenfalten haben (KUHN und KOECKE, 1956).

Die respiratorischen Lamellen sind nach HARDER (1964) einfacher gebaut als die Kiemenblätter. Sie sollen eine Duplikatur des Pflasterepithels der Kiemenblätter darstellen, deren Zwischenraum durch Pfeilerzellen (Pillarzellen) offengehalten wird.

FAUSSEK (1902) beobachtet, daß die Enden der Stütz- oder Pfeilerzellen "flache Füße" bilden, mit denen sie sich "auf die oberflächlichen Epithelzellen stützen".

Nach HUGHES und GRIMSTONE (1965), HUGHES und MORGAN (1973), BETTEX-GALLAND und HUGHES (1973) besteht jede Kiemenlamelle aus einer mittleren Schicht von Pillarzellen, die von einer Basalmembran und einer äußeren Epithelschicht bedeckt ist. 70% des Gesamtvolumens der Kiemenlamelle nimmt das System der miteinander verbundenen Blutlakunen ein, das von den Pillarzellen und ihren Ausläufern begrenzt wird (HUGHES und GRIMSTONE, 1965). RIESS (1881) bezeichnet es als Kapillarnetz, SCHMID und MANN (1963) als Kapillarsystem, HARDER (1964) als Kiemensinusoide, WELSCH (1973) als Kapillarnetz oder Lakunensystem, HUGHES und GRIMSTONE (1965) als "blood space", HUGHES und WRIGHT (1970) und VOGEL (1973) als "lacunar space", SKIDMORE und TOVELL (1972) als "lamellar blood space", NEWSTEAD (1967) und HUGHES und WRIGHT (1970) als "blood lacunae", BETTEX-GALLAND und HUGHES (1973) als "blood channels", KENDALL (1979) als "lamellar capillary system", LAURENT und DUNEL (1980) als "pillar capillary compartment" und SCHULZ (1960) als Kiemenkapillaren. Nach FAUSSEK (1902) haben die Zwischenräume, durch die das Blut in den Lamellen fließt, das Aussehen eines in einer Fläche liegenden Kapillarnetzes. Es sollen jedoch keine Kapillaren sein, da sie außer den Stützzellen keine eigenen Wände besitzen. FAUSSEK (1902) nimmt an, daß in den Kiemenlamellen die endotheliale Wandauskleidung der Kapillaren schwindet und sich das Blut in den interstitiellen Räumen des Bindegewebes bewegt. Nach MOROFF (1902) kommt das Kapillarsystem entwicklungsmäßig dadurch zustande, daß sich bei der Ausbildung der respiratorischen Falten feinste Kapillarschlingen zwischen die vorsprossenden Epithelzellen einschieben.

3.3.2.1. Das Pillarzellsystem

Die Pillarzellen, die Basalmembran, die Blutlakunen und die Endothelzellen des Randkanales (marginal channel) der Kiemenlamelle bilden das Pillarzellensystem. Demnach besteht nach SKIDMORE und TOVELL (1972) die respiratorische Kiemenfalten aus dem Pillarzellsystem und dem Epithel.

BIETRIX (1895) erkannte als erster die charakteristische Zelle, die die zwei Zellagen voneinander trennt und er nannte sie "cellules en forme de piliers" oder später "cellules en pilastres" (BIETRIX, 1895). Seitdem werden sie als Pillar- oder Pilasterzellen oder manchmal als Bietrix-Zellen bezeichnet (HUGHES und GRIMSTONE, 1965). Nach BIETRIX (1895) stammen die Pillarzellen von Endothelzellen ab. Auch HUGHES und GRIMSTONE (1965) betonen, daß die Pillarzellen homolog den Endothelzellen anderer Gefäße im Organismus sind.

Nach Ansicht von BINET und VERNE (1931) sind die Pillarzellen enorm vergrößerte Endothelzellen der zwischen dem Epithel liegenden Kapillaren. ACRIVO (1938) sieht die Pillarzellen als besondere Mesenchymzellen an. Auch FAUSSEK (1902) vermutet, daß die Pillarzellen mesenchymaler Herkunft sind. Nach MUNSHI und SINGH (1968) stellen die Pillarzellen modifizierte Muskelzellen dar, die aus der Tunica media der Blutgefäße entstammen und den Blutfluß durch die Kiemenfalten aktiv regeln können. KUHN und KOECKE (1956) deklarieren die Pillarzellen als modifizierte Endothelzellen, die mit ihren verbreiterten Enden dem Kapillargrundhäutchen (Basalmembran) aufsitzen. Sie stehen quer zur Achse und berühren die mediale und laterale Gefäßwand.

Nach HUGHES und GRIMSTONE (1965) soll das fibrilläre Material im Cytoplasma der Pillarzellen die Grundlage für ihre Kontraktilität darstellen. Durch Kontraktion oder Ausdehnung der Pillarzellen könnte der Blutfluß geregelt werden. Mit dieser Anschauung stimmt auch NEWSTEAD (1967) überein.

BETTEX-GALLAND und HUGHES (1973) beschreiben in den Pillarzellen Kollagenpfeiler, die in den Falten der Zellmembran und senkrecht zu den Epithelschichten liegen. Parallel zu den Kollagenpfeilern liegen kleine Fasern, die aus einem aktomyosinähnlichen kontraktilen Protein bestehen.

BOOTH (1978) hält es für unwahrscheinlich, daß der Blutfluß durch die Kiemenlamellen durch die Kontraktion der Pillarzellen vermittelt wird. Vielmehr stimmt er mit RICHARDS und FROMM (1969), MORGAN und TOVELL (1973) und MUNSHI und SINGH (1968) überein, daß der Blutfluß durch die Lamellen durch Muskelgewebe in den Kiemenfaltenarterien geregelt werden kann. Nach MORGAN und TOVELL (1973) könnten die Pillarzellen jedoch als kontraktile Elemente bei der Kontrolle des Blutflusses durch die Kiemenlamellen unterstützend wirken. Nach SCHMID und MANN (1963) sind die Pillarzellen widerstandsfähiger als die Epithelzellen und widerstehen chemischen und physikalischen Einflüssen ziemlich lang.

Bei Gadus pollachius (Dorsch) haben die Pillarzellen einen zylinderförmigen Zellkörper mit einem Durchmesser von 3-4µm. Die Zelle enthält einen großen, in der Mitte der Zelle gelegenen Kern (HUGHES und GRIMSTONE, 1965). Bei Thunfischen ist der Pillarzellkern dort eingekerbt, wo die Kollagenpfeiler die Basalmembran der beiden Oberflächen miteinander verbinden. Bei vielen heringsartigen Fischen (Clupeoidei) wie Gadusia chopra und Hilsa ilisha beulen sich die Pillarzellkerne in die Bluträume vor (HUGHES und WRIGHT, 1970). Bei vielen untersuchten Fischarten liegen die Kerne der Epithelzellen genau über denen der Pillarzellen (MORGAN und TOVELL, 1973) und so kann der Sauerstoff, ohne von Zellbarrieren gehindert zu werden, in die Blutlakunen diffundieren (HUGHES und GRIMSTONE, 1965; HUGHES und WRIGHT, 1970; NEWSTEAD, 1967). Die oberen und unteren Ränder der Zelle sind zu langen, dünnen, etwa 3-4µm dicken Ausläufern ausgezogen ("pillar cell flanges"), die unmittelbar unter der Basalmembran und parallel zum Epithel laufen. Diese Ausläufer der angrenzenden Zellen verbinden sich miteinander und begrenzen so eine Blutlakune (HUGHES und GRIMSTONE, 1965; HUGHES und MORGAN, 1973).

An der Kontaktstelle der Pillarzellausläufer entstehen Falten, die das Aussehen von Mikrovilli haben. Desmosomen fehlen in der Regel, aber tight junctions kommen vor (HUGHES und WRIGHT,1970). Bei der Regenbogenforelle sollen auch Desmosomen vorkommen (MORGAN und TOVELL, 1973).

Am Rand der Kiemenfalte bilden die Pillarzellausläufer die Wand eines durchgehenden peripheren Kanals ("marginal channel"), der wahrscheinlich einen bevorzugten Blutweg durch die Kiemenfalten

darstellt (HUGHES und GRIMSTONE, 1965; NEWSTEAD, 1967; LAURENT und DUNEL, 1976; BOLAND und OLSON, 1979). An seiner distalen Seite ist der Kanal bei der Regenbogenforelle teilweise von Endothelzellen umgeben, die jenen in Blutgefäßen ähneln (SKIDMORE und TOVELL, 1972).

Nach MORGAN und TOVELL (1973) haben die Zellen, die die äußerste Begrenzung des "marginal channel" bilden, typische Endotheleinschlüsse ("Weibel-Palade-bodies")(WEIBEL und PALADE, 1964) und enthalten keine Kollagenpfeiler. Durch den größeren Durchmesser und durch größere Dehnbarkeit wegen des Fehlens der Kollagenpfeiler soll der äußere Kanal ein größeres Blutvolumen aufnehmen können und so den Gasaustausch fördern (MORGAN und TOVELL, 1973) oder als Bypass-shunt (NEWSTEAD, 1967; LAURENT und DUNEL, 1976) funktionieren.

Nach WRIGHT (1973) deutet eine dicke Kollagenfaserschicht um den distalen Bogen des Randkanales bei Scyliorhinus canicula (kleingefleckter Katzenhai) auf eine hohe Widerstandsfähigkeit gegen den Wasserstrom hin. Sie soll aber wahrscheinlich auch die Stabilität erhöhen und ein Zerreißen des Randkanales verhindern, da die Endothelzellen, die den äußeren Rand bilden, keine Kollagenpfeiler enthalten.

BOOTH (1978) stellt bei seinen Untersuchungen bei der Regenbogenforelle einen bevorzugten Blutfluß an der Basis und am äußeren Rand der Kiemenfalten fest. Dies bestätigen auch BOLAND und OLSON (1979) beim getüpfelten Gabelwels, FARRELL (1980) und FARRELL et al. (1980) beim Grünling und HUGHES und PEYRAUD (1982) beim Aal.

Die Pillarzellausläufer sind sehr dünn und sie enthalten nur einige wenige Mitochondrien und Vesikel. In den Pillarzellausläufern, die den Randkanal bilden, sind Mitochondrien, Vesikel und zusätzliche kleine Granula mit dichtem Inhalt vorhanden (HUGHES und GRIMSTONE, 1965; HUGHES und WRIGHT, 1970; MORGAN und TOVELL, 1973).

Der Großteil der Zellorganellen ist hauptsächlich im Pillarzellkörper konzentriert. Mitochondrien, granuläres endoplasmatisches Retikulum, Golgimaterial, multivesikuläre Körper, Mikrotubuli und freie Ribosomen beschreiben HUGHES und GRIMSTONE (1965) im Pillarzellkörper von Gadus pollachius (Dorsch). Die cytoplasma-

tische Grundsubstanz der Pillarzelle und Pillarzellausläufer erscheint bei mit Bleicitrat kontrastierten Schnitten dunkel, was aus der Anwesenheit von großen Mengen eng gepackter Fibrillen resultiert.

Die Oberflächen der Pillarzellen werden vom darüberliegenden Epithel durch eine Basalmembran getrennt. Diese ist bei Gadus pollachius ca. 0,3µm dick (HUGHES und GRIMSTONE, 1965). Zahlreiche Messungen von HUGHES und WRIGHT (1970) zeigen, daß die Basalmembran bei Elasmobranchiern anscheinend dicker (ca. 0,5µm) ist als bei Teleosteern (ca. 0,1µm).

Nach FAWCETT (1973) weist die Basalmembran einen charakteristischen Dreischichtenbau auf. Der basalen Zellmembran folgt eine helle Zone. Die mittlere dichte Zone sieht bei schwacher Vergrösserung homogen aus, während sie bei hoher Auflösung eine Struktur aufweist, die vermuten läßt, daß es sich um ein dichtes Flechtwerk aus äußerst dünnen Filamenten handelt, wahrscheinlich Kollagen in Form von Tropokollagenmolekülen. In der dritten Zone sind zahlreiche grobe Fasern zu unterscheiden, wahrscheinlich Kollagenfasern. Diese letztere Schicht steht mit den Pillarzellpfeilern in Verbindung (HUGHES und WRIGHT, 1970; SKIDMORE und TOVELL, 1972) und mit dem Bindegewebe des Kiemenblattes (MORGAN und TOVELL, 1973).

Die Basalmembran ist über dem Blutsinus am dünnsten und an den Rändern der Pillarzellkörper ist sie etwas verdickt. Dort sollen die Kollagenpfeiler entspringen (HUGHES und WRIGHT, 1970; HUGHES und GRIMSTONE, 1965).

Die Kollagenpfeiler liegen extrazellulär, in Invaginationen der Pillarzellmembran und durchqueren die ganze Breite der Kiemenfalte, um die Basalmembran der anderen Seite zu erreichen. HUGHES und WRIGHT (1970), HUGHES und GRIMSTONE (1965) und MORGAN und TOVELL (1973) beschreiben bei Gadus pollachius bzw. Forelle 6-8 Pfeiler. Oft erscheinen die Fasern eines Pfeilers gefaltet und erwecken den Anschein, als seinen die Pillarzellen kontrahiert (MORGAN und TOVELL, 1973). Die Filamente in den Pillarzellen ähneln nach NEWSTEAD (1967) den Myofilamenten glatter Muskulatur in Arterien und Darm mehr als den Tonofilamenten in den Epithelzellen der Kiemen.

HUGHES und GRIMSTONE (1965) vermuten, daß die Kollagenpfeiler entweder die Stabilität der Pillarzellen erhöhen und so ein Kollabieren der Blutlakunen verhindern, oder daß sie durch das Verbinden der beiden Basalmembranen einer Überdehnung der Blutlakunen durch den internen Blutdruck oder abrupte Druckänderungen in verschiedenen Tiefen (NEWSTEAD, 1967) vorbeugen. Nach MUNSHI und SINGH (1968) sollen die Kollagenpfeiler, die senkrecht zur oberen und unteren Basalmembran liegen, die Pillarzellen in ihrer Lage fixieren und auch stützen (SKIDMORE und TOVELL, 1972).

3.3.2.2. Das respiratorische Epithel

Pillarzellausläufer, Basalmembran und Epithel bilden die Blut-Wasser-Schranke (SCHULZ, 1960; HUGHES und WRIGHT, 1970).

Die Epithelien auf beiden Oberflächen der Kiemenlamellen sind in ihrer Struktur ähnlich. Sie sind eng mit der darunterliegenden Basalmembran verbunden und nur in unzureichend fixierten Präparaten hebt sich das Epithel von der Basalmembran ab (HUGHES und GRIMSTONE, 1965). Während SCHMID und MANN (1963), BROWN et al. (1968) bei der Regenbogenforelle und KUHN und KOECKE (1956) bei Carassius auratus (Silberkarausche) ein einschichtiges Epithel beschreiben, kommt bei allen von HUGHES und WRIGHT (1970) untersuchten Fischarten (Scholle, Seezunge, Flunder, Kliesche, Limande, Katzenkai, Stachelhai, Nagelrochen) und SKIDMORE und TOVELL (1972), MORGAN und TOVELL (1973) bei der Regenbogenforelle und KARLSSON (1983) bei Brachydanio rerio (Zebrabärbling) ein zweischichtiges Epithel vor. Auch NEWSTEAD (1967) bestätigt das Vorhandensein von zwei flachen Epithelschichten bei sieben verschiedenen Meeresfischarten. MORGAN und TOVELL (1973) unterscheiden zwischen einer äußeren und inneren Epithelschicht. LAURENT und DUNEL (1980) bezeichnen die äußere Schicht als "mucosal layer" und die innere als "serosal layer".

Die Zellen der inneren Schicht sind eng miteinander verbunden und stark verzahnt. Der Großteil der Epithelzellen der inneren Schicht ist unspezialisiert und enthält rauhes endoplasmatisches Retikulum, freie Ribosomen, einige Mitochondrien, gelegentlich Mikrofilamentbündel und kleine Vesikel. Die Kerne sind mehrfach gelappt und färben sich stark an. Daneben beschreiben MORGAN und

TOVELL (1973) Zellen, die den neutrophilen Granulozyten von Säugetieren ähneln, mit polymorphem Kern und dunklen Zytoplasmaeinschlüssen, die sich entlang der Hauptachse erstrecken. Zahlreiche Zellorganellen kommen in dieser Zelle vor.

Zwischen den zwei Epithelschichten kommen häufig Lymphspalten vor, die oft Granulozyten (SKIDMORE und TOVELL, 1973) und Lymphe enthalten. Solche Lymphspalten vergrößern die Strecke Wasser - Blut, aber die Anwesenheit von Makrophagen läßt auf noch andere Funktionen schließen.

NEWSTEAD (1967) fällt auf, daß bei Parophrys vetulus (englische Scholle) und Gobiesox maeandricus (Schildfisch) die beiden Epithelschichten vor allem an der Basis der Kiemenfalten weit voneinander getrennt sind. Der Raum zwischen den beiden Schichten ist dann vollgefüllt mit Lymphozyten und Leukozyten. Auch LAURENT und DUNEL (1980) beschreiben Lymphozten in den extrazellulären Spalten des Kiemenfaltenepithels. Diese Spalten stehen mit entsprechenden Falten im Epithel des Kiemenblattes in Verbindung.

Die Oberfläche der äußeren Schicht kann wegen der Anwesenheit von faserigem Material flockig und verschwommen erscheinen (HUGHES und GRIMSTONE, 1965). Auch NEWSTEAD (1967) beobachtet bei Oncorhynchus kisutch (Kisutch-Lachs) und Porichthys notatus (nördlicher Bootsmannfisch) feines flockiges Material auf der Epitheloberfläche. Dagegen fehlt es bei Oligocottus (Groppe), Anoplarchus purpurescens (Kammstachelrücken), Parophrys vetulus (englische Scholle) und Gobiesox maeandricus (Schildfisch), unabhängig von den Fixierungsmethoden.

Mikrovilli sind auch bei einer Anzahl von Fischen von HUGHES und WRIGHT (1970) beschrieben worden. Das Aussehen variiert zwischen fingerähnlichen Vorsprüngen und Spalten. Sie kommen häufig bei bodenbewohnenden Fischen vor, aber auch bei Dauerschwimmern.

Mikrovilli können den Schleimfilm verankern, der normalerweise die ganze Epitheloberfläche bedeckt (HUGHES und MORGAN, 1973). Bei Elasmobranchiern scheinen die Mikrovilli länger zu sein als bei Teleosteern. Ihre Länge variiert auch mit ihrer Lage. Mikrovilli über Chloridzellen sind anscheinend länger als über den typischen Epithelzellen (HUGHES und WRIGHT, 1970).

KUHN und KOECKE (1956) finden im Epithel die gleichen Zelltypen, wie sie bereits im Epithel des Kiemenblattes beschrieben worden sind. Nur ihr Zelleib ist stärker abgeflacht.

Nach LAURENT und DUNEL (1980) sind die Zellen der äußeren Epithelschicht hochspezialisiert. Ein gut ausgebildeter Golgiapparat, zahlreiches rauhes endoplasmatisches Retikulum und Vesikel verschiedener Größe deuten auf eine intensive Stoffwechselaktivität hin. GIRARD und PAYAN (1980) vermuten, daß die Epithelzellen der Kiemenfalten eine sehr wichtige Rolle beim Ionenaustausch erfüllen.

Nervenzellfortsätze konnte NEWSTEAD (1967) bei keiner untersuchten Fischart vorfinden.

3.4. Spezialisierte Zellen im Kiemenepithel

3.4.1. Chloridzellen

Eine charakteristische Zelle, die hauptsächlich in den Regionen zwischen den respiratorischen Falten im Kiemenblattepithel und im Epithel der Kiemenfalten vorkommt, ist die Chloridzelle ("chloride-secreting cell"). Dieser Ausdruck ist in den frühen Arbeiten von KEYS und WILLMER (1932) und COPELAND (1948) geprägt worden, in der Annahme, daß diese Zellen den Ort für die extrarenale Chloridsekretion darstellen.

DOYLE und GORECKI (1961) und STRAUS (1963) bevorzugen in ihren Arbeiten den Ausdruck 's-cell' ("specialized cell"), da sie die Sekretion von Cl^--Ionen als noch nicht bewiesen ansehen.

Lichtmikroskopisch fallen diese ovalen Zellen auf durch ihr fein granuliertes Zytoplasma und ihre Affinität zu Eosin. Der runde Zellkern ist größer als in anderen Zellen und enthält einen Nukleolus. Beim Aal ist der Kern ca. 6µm groß und die Zelle ca. 15µm, damit sind sie wesentlich größer als die übrigen Epithelzellen. LEINER (1938) beschreibt beim Hecht (Esox lucius) grobkernige acidophile Zellen in den Kiemen und in der Pseudobranchie und glaubt, das sie den Gasaustausch fördern und nicht, wie KEYS und WILLMER (1932) behaupten, der Osmoregulation dienen. BEVERLANDER (1935) kommt dagegen nach einer vergleichenden Unter-

suchung von 36 Fischarten zu dem Ergebnis, daß die einzigen spezialisierten Zellen im Kiemenepithel die Schleimzellen seien.

Zahlreiche Untersuchungen sind in der Zwischenzeit durchgeführt worden, um die Feinstruktur der sogenannten Chloridzellen zu klären und um Unterschiede der Chloridzellen bei Süßwasser- und Meeresfischen herauszustellen (VICKERS, 1961; STRAUS, 1963: Lebistes reticulatus; DOYLE und GORECKI, 1961: Lebistes reticulatus, Fundulus spp. Tilapia, Notropis, Urobatis; MUNSHI, 1964: indische Süßwasserspezies; PETRIK und BUCHER, 1969: Carasseus aureus; BIERTHER, 1970: Gasterosteus aculeatus).

In ihrer Feinstruktur sind die Chloridzellen charakterisiert durch die dichte Anordnung von Mitochondrien, die gleichmäßig über die ganze Zelle verstreut sind. Sie sind rundlich bis stabförmig und enthalten zahlreiche Cristae. Auch das endoplasmatische Retikulum ist stark entwickelt. Es besteht zum Großteil aus glatten Membranen und liegt als tubuläres Netzwerk vor. Basolateral kann das Tubulussystem mit der Zellmembran in Verbindung stehen. Neben zahlreichen Glykogengranula sind geringe Mengen granulären endoplasmatischen Retikulums und freie Ribosomen regelmäßig zu finden. Immer anzutreffen sind die Golgiapparate, die bevorzugt supranukleär liegen und sich z.T. bis unter die apikale Höhle erstrecken. Die apikale Höhle ("apical pit") gilt nach manchen Autoren als typisches Kennzeichen für die Chloridzelle (PHILPOTT und COPELAND, 1963; DOYLE und GORECKI, 1961; BIERTHER, 1970; PETRIK und BUCHER, 1969). Bei der apikalen Höhle handelt es sich um eine Invagination der apikalen Zelloberfläche. Die durch topochemische Ionenregulation in den apikalen Höhlen der Chloridzellen nachgewiesenen Cl^-- und Na^+-Ionen lassen BIERTHER (1970) vermuten, daß von den Zellen des Kiemenepithels die Chloridzellen in nennenswertem Maße aktiv an der osmoregulatorischen Funktion der Kiemen von Knochenfischen teilnehmen. Bei Süßwasserfischen soll die Mukoidschicht an der apikalen Höhle als Ionenfänger und bei Meeresfischen als Ionenpuffer fungieren.

Die apikale Höhle wird jedoch bei einigen Süßwasserspezies nicht beschrieben (MORRISON, 1979: Salvelinus fontinalis; MORGAN und TOVELL, 1973 und KENDALL, 1979: Salmo gairdneri), aber auch nicht bei Scyliorhinus canicula (WRIGHT, 1973).

Andere Autoren beschreiben die apikalen Höhlen nur in Salzwasserfischen bzw. bei Fischen, die an Salzwasser adaptiert wurden, oder ihr Verschwinden nach dem Übertragen der Fische ins Süßwasser (NEWSTEAD, 1964, 1971: Oligocottus maculosus; DOYLE und GORECKI, 1961: Lebistes reticulatus; SHIRAI und UTIDA, 1970: Anguilla japonica).

Charakteristische Veränderungen der Chloridzellen werden registriert, wenn Süßwasserfische in Salzwasser verbracht werden, oder nach Steigerung der Salzkonzentration bei an Salzwasser adaptierten Fischen oder Meeresfischen. PHILPOTT (1980) bezeichnet diese Veränderungen als "hyperosmotic response".

Es kommt zu einer Steigerung der Anzahl der Chloridzellen (MORRISON, 1979: Salvelinus fontinalis; VIRABHADRACHARI, 1961: Etroplus maculatus; SHIRAI und UTIDA, 1970: Anguilla japonica; HOOTMAN und PHILPOTT, 1980: Lagodon rhomboides; DOYLE und EPSTEIN, 1972: Anguilla rostrata) sowie zur Zunahme von Mitochondrien und endoplasmatischem Retikulum und der Zellgröße insgesamt (VIRABHADRACHARI, 1961; KARNAKY, 1980; PHILPOTT, 1980; BIERTHER, 1970; MORRISON, 1979; PETRIK und BUCHER, 1969; SHIRAI und UTIDA, 1970). Bei Fischen mit Chloridzellen ohne apikale Höhle wird eine apikale Höhle ausgebildet, oder die vorhandene ändert ihre Form (BIERTHER, 1970: dreistachliger Stichling; HOSSLER, 1980: Meerasche).

HOSSLER (1980) registriert bei Mugil cephalus (Meerasche) einen starken Anstieg des Na-K-ATPase-Gehaltes, wenn der Salzgehalt der Umgebung steigt. Dagegen fällt der NA-K-ATPase-Gehalt ab, wenn der Fisch ins Süßwasser verbracht wird. DOYLE und EPSTEIN (1972) beschreiben eine Zunahme der Zahl der Chloridzellen, eine Zunahme des Tubulussystems und eine erhöhte Na-K-ATPase-Aktivität bei amerikanischen Aalen (Anguilla rostrata), die an eine hyperosmotische Umgebung adaptiert wurden, oder wenn sie mit Cortisol behandelt wurden. NEWSTEAD (1964) beschreibt bei Oligottus maculosus helle und dunkle Chloridzellen, die sich durch die Menge an glattem endoplasmatischen Retikulum im Cytoplasma unterscheiden.

Die Arbeiten von COLEMAN et al. (1977) mit Tilapia aurea (afrikanischer Buntbarsch), DOYLE und GORECKI (1961) mit Fundulus sp.,

STRAUS (1963) mit Lebistes reticulatus und THREADGOLD und HOUSTON (1964) mit Salmo salar haben ergeben, daß die dunkle Form der Chloridzelle überwiegend bei an Salzwasser adaptierten Süßwasserfischen vorkommt.

SHIRAI und UTIDA (1970) beobachten beim süßwasseradaptierten japanischen Aal zwei Chloridzelltypen, den Typ A, der stark acidophil ist, aber kleiner als die typischen Chloridzellen der Aale im Salzwasser, und den Typ B, der sehr groß ist, aber schwach acidophil und nicht sehr zahlreich. Bei Adaptation an Salzwasser nimmt die Anzahl der A-Zellen innerhalb von zwei Wochen stark zu. In den ersten drei Tagen nehmen auch die B-Zellen an Menge zu, dann aber wird die Anzahl geringer. SHIRAI und UTIDA (1970) äußern deshalb die Vermutung, daß die B-Zelle eine Übergangsform zum Typ A ist.

3.4.2. Schleimzellen

Schleimzellen ("mucous cells", "mucous goblet cells") finden sich in wechselnder Anzahl im mehrschichtigen Epithel an den Ansatzpunkten der Kiemenblätter und deren Flanken und Kuppen und an den Kiemenfalten (RIESS, 1881: Hecht und Cypriniden; KARLSSON, 1983: Zebrabärbling; MORGAN und TOVELL, 1973; KENDALL, 1979: Regenbogenforelle). SCHMID und MANN (1963) und HUGHES und GRIMSTONE (1965) können bei Salmo gairdneri bzw. Gadus pollachius Schleimzellen in den Kiemenfalten nicht beobachten. Nach BEVERLANDER (1935) kommen die großen, ovalen Zellen mit basal gelegenem Kern zahlreich am Kiemenblatt selbst vor, weniger häufig auf den Kiemenfalten selbst. Bei Pseudopleuronectes americanus (Winterflunder) sind Schleimzellen im Epithel der respiratorischen Falten im Winter wesentlich häufiger anzutreffen als im Sommer (BOYD et al., 1980).

Nach MORGAN und TOVELL (1973) sind die Schleimzellen charakterisiert durch ihre dicht gepackten Granula, die den Großteil der Zelle einnehmen. Der Rest wird ausgefüllt von rauhem endoplasmatischen Retikulum, einigen Mitochondrien, kleinen Vesikeln und von ausgedehnten Golgiapparaten. Die letzteren liegen gewöhnlich an der Basis der Zelle. Schleimzellen liegen in engem Kontakt zu benachbarten Epithelzellen und nur ein geringer Teil der epithe-

lialen Oberfläche wird von der Plasmamembran gebildet. An dieser Stelle sind Mikrovilli ausgebildet.

HUGHES und WRIGHT (1970) beschreiben bei allen untersuchten Meeresfischen Schleimzellen mit homogenem Vesikelinhalt. Nur Solea variegata weist dagegen noch einen zusätzlichen Schleimzelltyp auf, der sehr deutliche Vesikel mit einem dichten zentralen Band von osmiophilen Granula enthält.

Die Verteilung der Schleimzellen deutet darauf hin, daß der von ihnen abgesonderte Schleim in solchen Regionen sezerniert wird, in denen Wasser ständig auf die Kiemen trifft und der Schleim als Schutzfaktor für das Epithel fungieren könnte (BROWN et al, 1968; SCHMID und MANN, 1963; KENDALL, 1979; MORGAN und TOVELL, 1973). Neben dem Schutz gegen die mechanische Abnützung der respiratorischen Oberfläche kann der ständig anhaftende Schleimfilm dazu beitragen, Pilzinfektionen zu verhindern, durch die dem Schleim eigenen antiseptischen Eigenschaften das Anheften von Parasiten zu reduzieren und vielleicht spielt er durch seine Eigenschaften bei der Diffusion eine wichtige Rolle im Hinblick auf Gas- und Ionenaustausch an der Kiemenoberfläche (HUGHES und WRIGHT, 1970; HUGHES und MORGAN, 1973; NEGUS, 1963).

3.4.3. Stäbchendrüsenzelle oder "rodlet cell"

Dieser Zelltyp wird in den verschiedensten Fischarten beschrieben und dort in nahezu allen Organen: u.a. Bulbus arteriosus, Kiemen, Darm, Niere, Gekröse, Leber. MORRISON und ODENSE (1978) weisen nach umfangreichen Untersuchungen lediglich in Gonaden, Nervengewebe, Blutgefäßen, Pankreas, Augen und Magen keine Rodletzellen nach. Ihr Vorkommen dort wird aber vereinzelt von anderen Autoren beschrieben (Übersicht, siehe MORRISON und ODENSE, 1978). 1892 konnte sie THÉLOHAN als erster beschreiben und reiht sie, mit Vorbehalt, in die Coccidien ein. Nach seinem Tode belegt sie LAGUESSE (1906) mit den Namen Rhabdospora thélohani. PLEHN (1906) betrachtet die Stäbchendrüsenzelle oder Stäbchenzelle als normalen Bestandteil von Fischgeweben und vermutet eine sekretorische Funktion der Zelle. Nach DUTHIE (1939) und WEISEL (1973) ähnelt die Stäbchenzelle den Granulozyten und AL-HUSSAINI (1949) und VICKERS (1962) betrachten sie als Entwicklungsstufe von Becherzellen.

Nach WILSON und WESTERMAN (1967), die die Stäbchenzelle im olfaktorischen Epithel von Carassius carassius (gewöhnliche Karausche) vorfinden, erfüllt sie vermutlich sensorische oder sekretorische Aufgaben. LEINO (1974) und MORRISON und ODENSE (1978) vermuten, daß die Zelle Funktionen bei der Osmoregulation erfüllt oder ähnliche Aufgaben wie die Schleimzellen innehat.

Im Lichtmikroskop haben diese Zellen eine birnenförmige Gestalt, liegen parallel zu den Epithelzellen, der Kern liegt basal. Charakteristisch sind die dunklen Stäbchen, die mehr oder weniger parallel zur Achse gerichtet sind. PLEHN (1906) berichtet, daß aus diesen haarfeinen kristalloiden Gebilden bei Wasserentzug Keulen werden oder daß sie bei noch nicht bekannten Umständen in kugelige Tröpfchen zerfallen. Eine dicke Kapsel umgibt jede Zelle (MORRISON und ODENSE, 1978). PLEHN (1906) führt die Dicke dieser Schale auf die quellende Eigenschaft gewisser Konservierungsmittel zurück. Sie beobachtet nur eine einfache Zellmembran bei Osmiumfixierung.

Die Größe variiert zwischen 6-8µm beim Zebrabärbling (KARLSSON, 1983) und 19µm bei der Rotzunge (Glypotocephalus cynoglossus).

Elektronenmikroskopisch sind neben dem großen Kern die stäbchenähnlichen Strukturen zu erkennen, die, etwa 3-6µm lang, sich zur Spitze der Zelle hin orientieren. Zahlreiche Mitochondrien, freie Ribosomen und Vesikel sind über das ganze Zytoplasma verteilt (KARLSSON, 1983). Fibrillen liegen senkrecht zur Achse und die dicken und dünnen Filamente sehen denen von glatter Muskulatur sehr ähnlich (LEINO, 1974).

FLOOD et al. (1975) unterscheiden vier verschiedene Entwicklungsstufen der Zelle. In zwei der Phasen ist die Zelle nicht umhüllt ("encased") und durch ihre Einschlüsse charakterisiert; in der einen Zelle sind diese kristallin, während sie bei der anderen amorph und granuliert erscheinen. In anderen Entwicklungsstufen ist die Zelle teilweise oder ganz umhüllt von einer dicken fibrösen, wahrscheinlich kontraktilen Wand, die von der Zellmembran umgeben wird. In den eingehüllten Entwicklungsphasen scheint sich die Anordnung der Zellorganellen zu ändern und in der letzten Entwicklungsphase scheint die Aktivität der Mitochondrien abgenommen zu haben.

LEINO (1974) differenziert zwischen unreifen und reifen Zellen, wobei die reifen Zellen durch die Zunahme der keulenförmigen Stäbchen ("rodlet sacs"), der Vesikel und der Umorganisation der Zellorganellen charakterisiert sind.

Vermutlich ist das Vorkommen der Stäbchenzellen abhängig von den Fischarten, dem Lebensraum (seltener bei wild lebenden Fischen), der Jahreszeit (im Mai und Juni weniger als im August und September) und der Ionenkonzentration des Wassers (LEINO, 1974).

VICKERS (1962) beobachtet eine Zunahme der Stäbchenzellen im Darm des Goldfisches bei Erhöhung der Co^{2+}-Konzentration im Wasser. FEARNHEAD und FABIAN (1971) berichten von einer starken Reduktion der Stäbchenzellen in den Kiemen von Monodactylus argentus (Silberflossenblatt) einer euryhalinen Fischart nach dem Verbringen in Süßwasser.

3.4.4. Akzessorische Zelle "accessory cell"

LAURENT und DUNEL (1980) beobachten bei euryhalinen Fischspezies, die vom Süßwasser in Salzwasser gebracht werden, neben der charakteristischen Veränderung der Chloridzellen auch die Entwicklung einer akzessorischen Zelle neben jeder Chloridzelle. Zytoplasmafortsätze der akzessorischen Zelle sind mit dem apikalen Zytoplasma der Chloridzelle stark verzahnt. Sie unterscheidet sich von der sie begleitenden Chloridzelle durch zwei Kennzeichen. Einmal ist das Zytoplasma der akzessorischen Zelle wesentlich dichter und die Mitochondrien sind nicht so zahlreich wie in den Chloridzellen. Experimente mit Anguilla anguilla und Salmo gairdneri, die an Salzwasser adaptiert wurden, zeigen, daß sich die akzessorische Zelle neben einer bereits vorhandenen Chloridzelle entwickelt.

Auch HOOTMAN und PHILPOTT (1980) beschreiben akzessorische Zellen bei der kleinen Schlangennadel (Lagodon rhomboides). Ihre Anzahl nimmt zu, wenn der Fisch in Meerwasser mit höherer Salzkonzentration verbracht wird. Sie bilden gemeinsam mit der Chloridzelle eine apikale Höhle und, obwohl sie kleiner sind als die Chloridzellen, besitzen sie auch zahlreiche Mitochondrien.

Nach PHILPOTT (1980) und SARDET et al. (1979) bildet die Chloridzelle von Mugil capito (dünnlippige Meeräsche), Aal und Regenbogenforelle beim Umsetzen in Salzwasser mit der entstandenen benachbarten ("adjacent") Zelle und den Epithelzellen einen engen Zellkomplex.

3.4.5. "Dense cell", dichte Zelle

MORRISON (1979) beschreibt im Kiemenepithel von Salvelinus fontinalis Zellen, die durch ihr elektronendichtes Zytoplasma und ihren basalen Kern gekennzeichnet sind. Die Zellen sind so groß wie Chloridzellen und haben eine charakteristische Anordnung von Vesikeln. Mitochondrien sind zahlreich vorhanden und das Tubulussystem steht mit der Zellmembran in Verbindung. Das Zytoplasma enthält mehr Granula und erscheint deshalb dunkler. MORRISON (1979) nimmt an, daß sie im Süßwasser aktiver sind als im Salz- und Brackwasser. Im Unterschied zu den undifferenzierten dunklen Epithelzellen ("dark cells", MORGAN und TOVELL, 1973) bezeichnet sie diese Zellen als "dense cells".

4. Die Pseudobranchie

Die Pseudobranchie wurde zum ersten Mal 1785 von BROUSSONET beschrieben. Trotz zahlreicher Untersuchungen ist ihre Funktion auch heute noch ungeklärt.

Der Ausdruck Pseudobranchie entstand durch die Beobachtung, daß sie wie eine Kieme aufgebaut ist, aber nicht respiratorisch tätig ist, da ihr bereits mit Sauerstoff angereichertes Blut zugeführt wird. Der Name "Augenkieme" von MÜLLER (1839) trägt der Tatsache Rechnung, daß das Blut, das die Pseudobranchie durchlaufen hat, ins Auge fließt.

Nach KRAUSE (1923) liegt die Pseudobranchie bei Esox lucius (Hecht) an der Schädelbasis, und zwar am Übergang von Mundhöhle in den Pharynx. Deutlich sichtbar wird sie erst, nachdem die sie deckende Mundhöhlenschleimhaut abpräpariert worden ist. Das Organ ist länglich und paarig. Kaudal von ihm liegt die Ansatzstel-

le des ersten Kiemenbogens, rostral schiebt sie sich etwas unter den kaudalen Rand des queren Gaumenmuskels.

Bei Salmo salar (atlantischer Lachs) ist die Pseudobranchie der medialen Seite und der Basis des Operkulums (Kiemendeckel) angelagert (STORCK, 1932).

4.1. Entwicklungsgeschichte

Nach HARDER (1964) und MAURER (1931) ist die Pseudobranchie der Knochenfische der Spritzlochkieme der Elasmobranchier homolog und nicht der Operkularkieme von Acipenser (Stör) und Lepisosteus (Knochenhecht). Das Spritzloch stellt den Rest der Kiemenspalte dar, die ursprünglich zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen, also zwischen Oromandibular- und Hyomandibularbogen angelegt war. Bei Elasmobranchiern (Plattenkiemer), Holocephalen (Seedrachen) und Ganoiden bleibt diese Öffnung zeitlebens erhalten. Die übrigen Wirbeltiere legen sie nur embryonal an, und sie erfährt einen Funktionswechsel. Die Paukenhöhle des Mittelohres der höheren Wirbeltiere geht daraus hervor. Das Spritzloch der Elasmobranchier ist mit einer kurzen Hemibranchie versehen. Acipenser und Lepisosteus haben daneben noch eine Kieme des Hyomandibularbogens behalten, die Operkularkieme (HARDER, 1964). Nach STORCK (1932) ist die Pseudobranchie der Teleosteer der Spritzlochkieme der Selachier (Haie) und der Pseudobranchie der Ganoiden homolog. Auch nach KRYZANOVSKY (1934) entspricht die Pseudobranchie den Spirakularkiemen. Die hyoidale (operkulare) Kieme existiert nur mehr bei Plagiostomi, Chondrostei (Knorpelganoiden) und bei Lepisosteus (Knochenhecht). Die operkulare Kieme kommt bei Amia (Schlammfische) und bei den Knochenfischen nicht mehr zur Ausbildung (MÜLLER, 1839; MAURER, 1931).

4.2. Formen der Pseudobranchie

MÜLLER (1839) unterscheidet von den "drüsigen Pseudobranchie (bedeckte), die aus mehreren Läppchen bestehen und ganz von Epithel der Kiemenhöhle bedeckt sind, die "kiemenartigen" (freie) Nebenkiemen.

Nach dem Grad der Ausbildung bzw. Rückbildung der Pseudobranchie unterscheidet KRYZANOVSKY (1934) sechs Gruppen. Er unterteilt den Typ der freien Pseudobranchie in drei Gruppen und den Typ der bedeckten Pseudobranchie in zwei Gruppen:

1. Die Blättchen der freien Pseudobranchie sind größer als die des ersten Kiemenbogens, gleich groß oder nur wenig kleiner.
2. Die Blättchen der freien Pseudobranchie sind deutlich kleiner als in der vorangehenden Gruppe, der ausgesprochen rudimentäre Charakter fehlt ihnen aber.
3. Der Charakter der freien Pseudobranchie ist ausgesprochen rudimentär und die Blättchen sind stets wesentlich kleiner als die des ersten Kiemenbogens.
4. Die Blättchen der bei ausgewachsenen Fischen bedeckten Pseudobranchie sind bei den Larven eine längere oder kürzere Zeit frei.
5. Die Blättchen der bei ausgewachsenen Fischen bedeckten Pseudobranchie sind bei den Larven auch von Anfang an oder fast von Anfang ihres Auftretens an bedeckt.
6. Die bedeckten Pseudobranchien unterscheiden sich von den freien Pseudobranchien durch eine relativ geringere Blättchenzahl (KRYZANOVSKY, 1934).

Die Grenzen dieser Einteilung sind rein willkürlich gewählt, und die verschiedenen Typen stehen in keinerlei Verbindung zum System der Fische (HARDER, 1964). HARDER (1964) übernimmt den Vorschlag von BERTIN (1944) und unterteilt in freie, bedeckte und versenkte Pseudobranchien. Die freie Pseudobranchie gleicht in ihrem makroskopischen und histologischen Aufbau völlig den Kiemen. Neben den Blättern sind auch die Lamellen völlig frei. Sie stellt eine Hemibranchie dar, die kürzer als die Kiemen ist. Bei Elasmobranchiern und Chondrosteern (Knorpelganoiden) sitzt sie im Spritzlochkanal, während sie bei Lepisosteus auf die Innenseite des Kiemendeckels wandert. Da hier noch die Operkularkieme ausgebildet ist, verwachsen beide miteinander. Acipenser trägt die Pseudobranchie noch im Spritzloch, die Hyoid- oder Operkularkieme auf dem Operkulum. Auch viele Knochenfische, wie Syngnathiden (Seepferdchen), Labriden (Lippfische), Blenniden (unbeschuppte Schleimfische), Pleuronectitiden (Schollen) und Lophiiden (Seeteufel) sowie manche Clupeiden (Heringe) haben eine freie

Pseudobranchie, die der Kiemenblattreihe des ersten Kiemenbogens gegenüberliegt.

Nach MAURER (1931) und HARDER (1964) ist die bedeckte Pseudobranchie in unterschiedlich starkem Maße von Schleimhaut überzogen. Im ersten Stadium der Bedeckung überzieht Schleimhaut das Organ so, daß die Lamellen nicht mehr voneinander trennbar sind, die Blätter aber noch separat bleiben. In einem späteren Stadium sind auch die Blätter nicht mehr voneinander zu trennen, die Schleimhaut bleibt aber noch dünn und die Elemente des Blattes wie Gräte, Gefäße und Lamellen bleiben deutlich erhalten. Im letzten Stadium verlieren die Bestandteile des Blattes ihre Form allmählich mehr und mehr und die Schleimhautlage, die das Organ bedeckt, erreicht eine beträchtliche Stärke.

Bedeckte Pseudobranchien sind auf die Teleosteer beschränkt. Die einzelnen Stadien der Bedeckung stehen in keinem Zusammenhang mit der systematischen Stellung der Arten, bei denen sie angetroffen werden. Die versenkte Pseudobranchie, wie sie z.B. bei Cyprinus carpio vorkommt, bezeichnet HARDER (1964) als Spezialfall der bedeckten Pseudobranchie. Sie liegt tief eingebettet in Schleimhautfalten des Kiemenvorhofes.

Nach MÜLLER (1839) ist bei Cyprinus carpio und Carassius auratus von der Pseudobranchie in der Kiemenhöhle nichts mehr zu sehen. Während sie bei Tinca tinca sichtbar "drüsig" ist, bei Labeo (Fransenlipper) "drüsig" und verdeckt, ist sie bei Abramis (Brasse), Gobio (Gründling) und Leuciscus (Weißfisch) frei und kiemenartig. Beim Hecht ist die Pseudobranchie von der umgebenden Schleimhaut eingeschlossen (MÜLLER, 1839; KRAUSE, 1923; MAURER, 1931; LEINER, 1938). MAURER (1931) beobachtet, daß die Pseudobranchie bei der Schleie von zarter dünner Schleimhaut bedeckt ist, die von zahlreichen Lymphozyten infiltriert ist. Bei der Regenbogenforelle ist die Pseudobranchie von dickerer Schleimhaut überzogen. Der Stichling (Gasterosteus) und die Zahnkarpfen Rivulus sp. (Bachling), Giardinus reticulatus, Belonesox (Hechtkärpfling) besitzen eine bedeckte Pseudobranchie. Auch beim kleinen Salmler (Gasteropelecus striatus) liegt die Pseudobranchie unter der Schleimhaut der dorsalen Wand der Mundhöhle (MAURER, 1931).

Nach DUNEL und LAURENT (1973) findet man bei Süßwasserfischen wie Salmoniden, Cypriniden und Hecht bedeckte Pseudobranchien. Bei Meeresfischen wie Atherina (Ährenfisch), Mugil (Meeräsche), Labrus (Lippfisch), Diplodus annularis, Smaris smaris und Spondyliosoma cautharus sind die Pseudobranchialblättchen auf der Seite, auf der die afferente Pseudobranchialarterie (operkulare Seite) verläuft, noch frei. Dagegen sind sie in der Region um die efferente Pseudobranchialarterie (bukkale Seite) bereits verschmolzen. Bei anderen Fischarten können die Blättchen entlang der ganzen Oberfläche frei sein, wie bei Serranus (Sägebarsch) und Morone labrax. Bei Gobius niger (Gründling) schließlich sind die Blättchen nur mehr an ihrer Basis verschmolzen und bilden eine freie Pseudobranchie.

Eine Zwischenstellung zwischen den Süßwasser- und Meeresfischen nehmen Tilapia nilotica (Afrikabuntbarsch) und Perca fluviatilis (Flußbarsch) ein, bei denen die Spitzen der Lamellen noch mit dem äußeren Medium in Kontakt kommen (DUNEL und LAURENT, 1973). Die Pseudobranchie beim Hering (Clupea harengus) stellt ein einfaches kiemenähnliches Gebilde dar, während die Pseudobranchie bei der Regenbogenforelle drüsenähnlich ist (LEINER, 1938). Neben den Lamellen sind bei der Forelle auch die Blätter verschmolzen und eine Epithelschicht überzieht die Pseudobranchie so, daß sie keinen Kontakt mehr mit dem Wasser bekommt (MATTEY et al., 1978). Nach GUPTA und MUNSHI (1968) stellt die Pseudobranchie von Anabas testudineus eine drüsenähnliche Struktur dar, die in Bindegewebe eingebettet ist. Hilsha ilisha, der zur Familie der Heringe gehört, weist eine kiemenähnliche Struktur auf. Nach HARB und COPELAND (1969) besitzt die Flunder (Paralichthys lethostigma) eine freie ("non-glandular") Pseudobranchie. Bei Dicentrachus labrax sind die Blätter und die Lamellen frei, sie gehört also zum Typ der freien Pseudobranchie. Beim Stint (Osmerus esperlanus) sind die Blätter der Pseudobranchie noch frei, die Lamellen sind zum Großteil aber miteinander verschmolzen (MATTEY et al., 1978). Bei der dünnlippigen Meeräsche (Mugil capito) beschreiben MATTEY et al. (1980) eine "semi-freie" Pseudobranchie, da deren Sekundärlamellen zum Großteil miteinander verschmolzen sind und nur an der hinteren, dem Operkulum zugewandten Seite frei sind.

4.3. Der Aufbau der Pseudobranchie

Die Pseudobranchie besteht aus einer größeren Zahl von Blättern (HARDER, 1964; MAURER, 1931; KRAUSE, 1923) oder Blättchen (LEINER, 1938), Federchen (MÜLLER, 1839), primary lamellae (GUPTA und MUNSHI, 1968), die den Kiemenblättern gleichen. Sie besitzen meist einen knorpeligen Strahl (MAURER, 1931; RIESS, 1881). Entlang dieses Strahls verläuft ein Ast der zuführenden Arterie, welches in jedes Blättchen (MAURER, 1931; MÜLLER, 1839; KRAUSE, 1923), Fältchen (LEINER, 1938, 1939), Falten (KRAUSE, 1923), secondary lamellae (GUPTA und MUNSHI, 1968) einen Zweig abgibt, der sich in ein engmaschiges Kapillarnetz oder arterielles Wundernetz auflöst. Auf der Gegenseite des Blättchens wird das Blut von einem abführenden Blutgefäß gesammelt und weitergeleitet (MAURER, 1931). Nach MÜLLER (1839) besteht die Pseudobranchie aus größeren Läppchen, die sich aus Federchen zusammensetzen, deren Stütze ein Knorpelstrahl bildet und die auf beiden Seiten mit Blättchen besetzt sind. Jedes Blättchen der Pseudobranchie besteht aus einem Netz von Blutkapillaren, aus der Basalmembran und dem Epithel. Letzteres ist beim Hecht einschichtig und besteht aus kubischen Zellen, die an verschiedenen Stellen verschieden aussehen. Der proximale Teil der Zelle enthält immer nur dunkles dichtes Protoplasma, der distale kuppenförmige Teil helles weitmaschiges Protoplasma. Die Maschen sind entweder leer oder mit zahlreichen acidophilen Körnchen gefüllt. Der große helle bläschenförmige Kern der Epithelzellen enthält stets einen dicken Nukleolus und liegt meist auf der Grenze zwischen heller und dunkler Zone (KRAUSE, 1923). Nach MAURER (1931) besteht die innerste Schicht des Blättchens aus Bindegewebe und dem Blutkapillarnetz. An diese Schicht schließt sich nach beiden Seiten eine einfache Lage sehr großer rundlicher Zellen an, welche die dunkle Hälfte ihres Zellkörpers der Kapillarschicht zuwenden. In ihr sind feine Granula erkennbar. Gegenüber dem basalen Teil der Zelle liegt ein heller Plasmateil, in welchem der große kugelige Kern zu erkennen ist. Diese Zellen bilden die eine Epithelschicht. Zwischen den benachbarten Blättchen sieht MAURER (1931) bei der Forelle zahlreiche lang ausgezogene Zellen, welche über den großen basalen Zellen liegen und die oberflächlichen Deckzellen des Blätt-

chenepithels darstellen. Das Epithel stellt sich somit als geschichtet dar. Auch bei der Schleie lagern sich zwischen die Zellen der benachbarten Blättchen lange spindelförmige Zellen in stärkerem Maße als bei der Forelle ein. Beim Stichling sind sie nur sehr spärlich ausgebildet und bei Rivulus (Bachling) und Giardinus reticulatus fehlen sie ganz. MAURER (1931) weist anhand verschiedener Färbungen nach, daß die spindelförmigen Zellen keine Bindegewebszellen sein können.

Auch LEINER (1938, 1939) macht die Beobachtung, daß sich zwischen den Falten der Pseudobranchie großleibige Zellen mit starker acidophiler Granulierung schieben. Das Fältchenepithel ist manchmal zweischichtig, häufig allerdings nur spärlich entwickelt oder bei miteinander verschmolzenen Fältchen kaum festzustellen. Beim Hecht (Esox lucius) sind vom äußeren Epithel nur mehr kleine Kerne zwischen den Falten erhalten. Bei den acidophilen Zellen ist die Anhäufung der Körnchen dicht bei den Blutlakunen am größten. Das Plasma löst sich peripher, an der den Blutlakunen abgewandten Seite, gewöhnlich in viele Blasen auf (LEINER, 1938). Eine Sonderstellung nimmt die Pseudobranchie von Anabas testudineus (Kletterfisch) ein. Sie besteht aus vier Läppchen, die von Schleimhaut bedeckt sind. Jedes Läppchen hat eine äußere Zone (outer cortex), wo die Lamellen nahe aneinander liegen, und eine innere Zone (inner medulla), wo die afferenten und efferenten Blutgefäße und Lymphknoten liegen. Pillarzellen stützen die Blutkapillaren. Entlang den Blutgefäßen der Markzone sind Lymphspalten ausgebildet, die zahlreiche Lymphozyten enthalten (GUPTA und MUNSHI, 1968).

Die Blutkapillaren werden nach MUNSHI und HUGHES (1981) von Pillarzellausläufern gebildet. Eine einzige Epithelschicht sitzt auf der Basalmembran von Anabas testudineus. Diese Zellen sind vollbepackt mit Mitochondrien und glattem endoplasmatischen Retikulum. Jede Epithelzelle erstreckt sich über mehr als eine Blutkapillare.

COPELAND und DALTON (1959) beschreiben die Ultrastruktur der bedeckten Pseudobranchie von Fundulus heteroclitus (Zahnkärpfling). Die Pseudobranchie besteht hauptsächlich aus Blutgefäßen, die von den charakteristischen "pseudobranch-type"-Zellen flankiert

werden. Dieser Zelltyp enthält zahlreiche Mitochondrien und ein ausgeprägtes endoplasmatisches Retikulum, das in enger Verbindung mit den Mitochondrien und dem Gefäßpol der Zelle steht.

Bei der südlichen Flunder (Paralichthys lethostigma), die eine freie Pseudobranchie besitzt, stellen HARB und COPELAND (1969) zwei verschiedene Zelltypen fest, zum einen Zellen, die zahlreiche feine granuläre Mitochondrien aufweisen (pseudobranch-type cells) und daneben Zellen, die gröbere granuläre Mitochondrien besitzen (chloride-type cells). Die letzteren sind vergleichbbar mit den Chloridzellen der Kiemen. Mitochondrien sind zahlreich vorhanden, ebenso wie ein stark verzweigtes glattes endoplasmatisches Retikulum, das mit der Zellmembran in Verbindung steht. Bei der für die Pseudobranchie typischen Zelle sind dagegen die Mitochondrien nicht gleichmäßig über das Zytoplasma verteilt, sondern sie liegen mehr in Gruppen in der Zellmitte. Das glatte endoplasmatische Retikulum ist ganz regelmäßig angeordnet. Diese Tubuli kommunizieren auch mit der Zellmembran am Gefäßpol der Zelle. Die Mitochondrien der für die Pseudobranchie typischen Zellen sind gewöhnlich größer und stärker kontrastiert als die des Chloridzell-Typs. Apikale Höhlen werden beim "pseudobranch-type" nicht beschrieben (HARB und COPELAND, 1969).

Diese Zelltypen werden auch von MATTEY et al. (1979) bei Dicentrachus labrax und Osmerus esperlanus beschrieben. Bei der Regenbogenforelle sind nur die für die Pseudobranchie typischen Zellen anzutreffen.

DUNEL und LAURENT (1973) haben die Ultrastruktur der Pseudobranchie von mehr als 20 Süßwasser- und Meeresfischen untersucht. Das Epithel der Pseudobranchie, das das Kapillarsystem der Lamellen begrenzt, setzt sich aus einem oder zwei Zelltypen zusammen. Der Typ I, der bei allen untersuchten Meeresfischen vorkommt, ähnelt den Chloridzellen der Kiemen, vor allem wegen des Vorhandenseins einer apikalen Höhle. Diese Zellen enthalten zahlreiche Mitochondrien und sind durch ihr reich verzweigtes Tubulussystem charakterisiert. Am Gefäßpol der Zelle weist die Zellmembran zahlreiche Invaginationen auf. Der distale Bereich der Zelle steht durch die apikale Höhle mit dem äußeren Medium in Verbindung. Der Typ I wird von einer akzessorischen Zelle begleitet, die ähnlich aufgebaut ist, aber kleiner ist.

Der Zelltyp II ist für die Pseudobranchie typisch. Sie hat keinen Kontakt zum äußeren Medium und ist gekennzeichnet durch zahlreiche Mitochondrien und durch ein Tubulusnetz, das am Gefäßpol entspringt und in der Mitte der Zelle mehr und mehr geradlinig wird.

Der Zelltyp I kommt nur vor, wenn das Epithel Kontakt mit dem äußeren Medium hat, d.h. wenn die Lamellen ganz oder teilweise frei sind. Dort wo die Pseudobranchie von Epithel überzogen ist, kommen nur Zellen vom Typ II vor. Süßwasserfische haben nur Zellen vom Typ II. Beim Flußbarsch (Perca fluviatilis) kommen auch Zellen vom Typ I vor, dort wo die Lamellen frei sind. Typ II-Zellen sind bei Süßwasser- und Meeresfischen in ihrer Struktur gleich und wahrscheinlich unabhängig vom äußeren Medium.

NEWSTEAD (1971) kommt bei seiner Untersuchung der Kiemen von Oligocottus maculosus zu dem Schluß, daß die Zellorganellen der Chloridzellen einer Umorganisation unterliegen und sich zu "pseudobranch-type"-Zellen entwickeln können.

Obwohl aber Veränderungen in der Ultrastruktur bei Veränderungen der Salinität festzustellen sind, sind die beiden Zelltypen immer klar zu unterscheiden. Damit bestätigen MATTEY et al. (1979) die Beobachtungen von NEWSTEAD (1971) nicht.

PHILPOTT (1980) stellt dar, daß dort, wo die Lamellen der Pseudobranchie frei sind, typische Cl-Zellen vorkommen, wie sie in den Kiemen anzutreffen sind. Die für die Pseudobranchie typischen Zellen sind dort zu finden, wo die Lamellen verschmolzen sind.

Durch kombinierte biochemische und morphologische Untersuchungen der Pseudobranchie der kleinen Schlangennadel (Lagodon rhomboides) weisen DENDY et al. (1973a, 1973b) einen Zusammenhang zwischen der Na-K-ATPase-Aktivität der Pseudobranchie und dem Tubulussystem der für die Pseudobranchie typischen Zellen nach. Die Mg-ATPase-und Cytochrom-c-oxidase-Aktivität steht in Verbindung mit den Mitochondrien.

Neben den "chloride-type"-Zellen und den "pseudobranch-type"-Zellen in der Pseudobranchie von Dicentrachus labrax und Mugil capito beschreiben MATTEY et al. (1980) bei Dicentrachus labrax Schleimzellen und Stäbchenzellen. Die Schleimzellen werden haupt-

sächlich an den Blättern der Pseudobranchie angetroffen, selten an den Lamellen. Sie sind auf der operkularen Seite zahlreicher als auf der bukkalen. Schleimzellen werden auch von DENDY et al. (1973b) beschrieben. Die Stäbchenzellen (rodlet cells) liegen hauptsächlich zwischen den Lamellen im Epithel der Pseudobranchialblätter. MATTEY et al. (1979) finden die Stäbchenzellen vor allem unter der Schleimhaut, die die Pseudobranchie bedeckt, aber auch in den Blättern und zwischen den benachbarten Lamellen. Verschiedene Entwicklungsstadien können festgestellt werden.

4.4. Die Gefäßversorgung der Pseudobranchie

Der Pseudobranchie wird O_2-reiches Blut aus den Kiemenvenen (efferente Kiemenbogenarterien) auf verschiedene Weise zugeführt, teils aus dem ventralen Ende der ersten Kiemenvene, der Arteria hyoidea, teils dorsal aus dem Circulus cephalicus, der sich aus dem Zusammenfluß der Kiemenvenen (efferente Kiemenbogenarterien) bildet (MÜLLER, 1839; MAURER, 1931; PARRY und HOLLIDAY, 1960).

Das aus der efferenten Kiemenbogenarterie stammende Blut wird über die afferente Primärarterie der Pseudobranchie in die afferenten Sekundärarterien geleitet, die in regelmäßigen Abständen von der afferenten Primärarterie abgehen und die schließlich in das Kapillarsystem münden. Das Blut wird nach dem Durchströmen der Kapillaren in den efferenten Sekundärarterien gesammelt und gelangt in die efferente Primärarterie. Diese mündet in die Arteria ophthalmica, die dann das Auge versorgt und in einigen Fällen auch das Gehirn (DUNEL und LAURENT, 1973).

Nach PETUKAT (1965) sammelt die Arteria pseudobranchialis efferens das Blut aus der Pseudobranchie und die Arteria ophthalmica magna führt das Blut dem Auge zu, wo sie in der Chorioidea ein Wundernetz - das Corpus chorioidale - bildet. Die efferenten Pseudobranchialarterien beider Seiten sind durch eine Queranastomose miteinander verbunden.

4.5. Die Funktion der Pseudobranchie

Nach MÜLLER (1839) können die Nebenkiemen weder zum Atmen noch zu irgendeinem anderen Stoffwechsel mit dem Wasser dienen, und auch zu keiner Ausscheidung eines Stoffes ins Blut. Als wichtigen Punkt gibt MÜLLER (1839) jedoch an, daß alles Blut der Arteria ophthalmica magna oder des rete mirabile chorioideum durch das Kapillarsystem der Pseudobranchie muß. Hier könnte das Blut entweder chemisch verändert werden, oder die Pseudobranchie dient als Widerstand, um die Blutbewegung zur Chorioidea zu verlangsamen.

MAURER (1931) reiht die Pseudobranchie in die Reihe der inkretorischen Drüsen ein. Nach seiner Auffassung bildet die Pseudobranchie der Fische ein Inkret, das an das Blut abgegeben wird.

KRYZANOVSKY (1934) kann im Aufbau der Pseudobranchie keine Hinweise dafür feststellen, daß die Pseudobranchie aktiv den Blutdruck regeln könnte. Er vermutet, daß sie für das Blut einen Widerstand bilden soll auf seinem Weg zum Auge. Für den Gasaustausch ist die Pseudobranchie ohne Bedeutung, da sie bereits arterielles Blut erhält. Er betont aber, daß sie den Zugang zur Kiemenhöhle einengt und damit einen wirksameren Wasserfluß zwischen den Kiemenblättern ermöglicht. Bei den Larven vieler Fische erscheint die Pseudobranchie als echte Kieme, welche speziell die Augen versorgt. Sie ist in der larvalen Lebensperiode so kompliziert differenziert, daß sie mehr freie Oberflächen als die Kieme hat.

Nach LEINER (1938, 1939) sind die azidophilen Zellen im Epithel der Pseudobranchie bei der Produktion des Fermentes "Kohlensäureanhydrase" beteiligt, und beeinflussen damit auch den Gasstoffwechsel. COPELAND (1951) nimmt an, daß die Karboanhydrase über das Blut zur Schwimmblase transportiert wird und sie in ihrer Funktion unterstützt.

PARRY und HOLLIDAY (1960, 1962) schließen aus ihren Untersuchungen der Pseudobranchie von Salmo trutta, Salmo gairdneri, Clupea harengus, Gadus virens und Pleuronectes platessa,daß die Pseudobranchie ein Hormon produziert oder aktiviert, welches die Chromatophoren beeinflußt. Der Eintritt dieses Hormones in den Blut-

kreislauf wird von der Choriodealdrüse des Auges kontrolliert.

GUPTA und MUNSHI (1968) schreiben der Pseudobranchie neben der Anreicherung des Blutes mit O_2 auch eine Rolle bei der Regulation der Blutzufuhr ins Auge zu. Sekretorische Funktion erfüllt sie nach ihrer Meinung nicht.

MUNSHI und HUGHES (1981) nehmen an, daß die azidophilen Zellen möglicherweise Substanzen produzieren, die die Kontraktion und Relaxation der Blutkapillaren der Pseudobranchie kontrollieren.

Nach WELSCH und STORCH (1973) ist die Pseudobranchie der Teleosteer dem Glomus caroticum der Säugetiere vergleichbar, da sie auf Veränderungen der O_2- und CO_2-Konzentration im Blut reagieren soll. Auch ROBERTS (1978) vermutet, daß die Pseudobranchie als Chemoreceptor wirken könnte. Sie soll wahrscheinlich den arteriellen Sauerstoffdruck sowie den hydrostatischen Druck registrieren.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß zwar viele mögliche Funktionen der Pseudobranchie diskutiert werden, ihre tatsächliche Funktion letztendlich aber noch ungeklärt ist.

III. Material und Methoden

1. Versuchsfische und deren Haltung

Als Versuchsfische dienten 50 gesunde einsömmrige Goldorfen mit der nach dem Testverfahren DIN 38412-L20 vorgeschriebenen Größe von durchschnittlich 5-9cm aus eigener Haltung. Die Hälterung erfolgte in gut durchlüfteten 200 l Glasaquarien mit Wasserdurchlauf von 1,5 l/min. Es wurde Münchener Leitungswasser mit einer Härte von 16,4°dH nach Durchleitung über eine Entchlorungsanlage verwendet.

Die Hälterungstemperatur lag zwischen 11 und 14°C. Die Fütterung erfolgte täglich ad libitum mit kommerziellem pelletierten K_1-Karpfenfutter.

Der Einfluß der Wassertemperatur wurde an Fischen der Testgröße untersucht, die über 9 Monate bei 20°C und kontinuierlichem Wasserdurchfluß in 50 l-Glasbecken gehalten wurden.

Außerdem wurde der Einfluß einer 0,5%-igen NaCl-Lösung auf die Morphologie der Kiemen und der Pseudobranchie überprüft. Zu diesem Zweck wurden Fische in ein gut durchlüftetes 50 l-Salzwasserbecken gebracht. Dazu wurde mit Leitungswasser eine 0,5% NaCl-Lösung hergestellt. Nach 5, 8, 29, 48 Stunden und nach 14 Tagen wurden Fische zur Untersuchung entnommen.

Zusätzlich wurden zur besseren Darstellung einiger makroskopischer Kriterien auch Kiemen und Pseudobranchien von 3-jährigen Goldorfen aus der Kaltwasserhaltung verwendet.

Alle untersuchten Versuchsfischpopulationen waren frei von spezifischen bakteriellen und viralen Krankheitserregern. Klinische Krankheitsanzeichen wurden nicht beobachtet.

2. Methodik

2.1. Tötung der Fische

Die Fische wurden ohne vorherige Betäubung durch Durchtrennung des Rückenmarks unmittelbar hinter dem Kopf getötet.

2.2. Morphologische Methoden

2.2.1. Mikroskopische Anatomie

Unmittelbar nach der Tötung wurden die Kiemenbögen und die Pseudobranchien auf beiden Seiten entnommen und die Organe je einer Seite in Bouin'scher Lösung oder in 5%-igem gepuffertem Formalin fixiert. Die Gewebsproben wurden in Paraplast^{R} eingebettet. An 3-5µm dicken Schnitten wurden folgende Färbungen und Reaktionen durchgeführt: Die Hämatoxylin-Eosin-Färbung, die Masson-Trichrom-Bindegewebsfärbung, Weigert v.Gieson-Färbung, Azan-Bindegewebsfärbung, die Goldner-Färbung, die Alcianblaufärbung, die Methylenblaufärbung, die Färbung nach Giemsa, die PAS-Reaktion und die Versilberung nach Gomori.

Serienschnitte durch die Kiemen wurden in drei verschiedenen Ebenen, nach den in Abb.1 gezeigten Schemata angelegt.

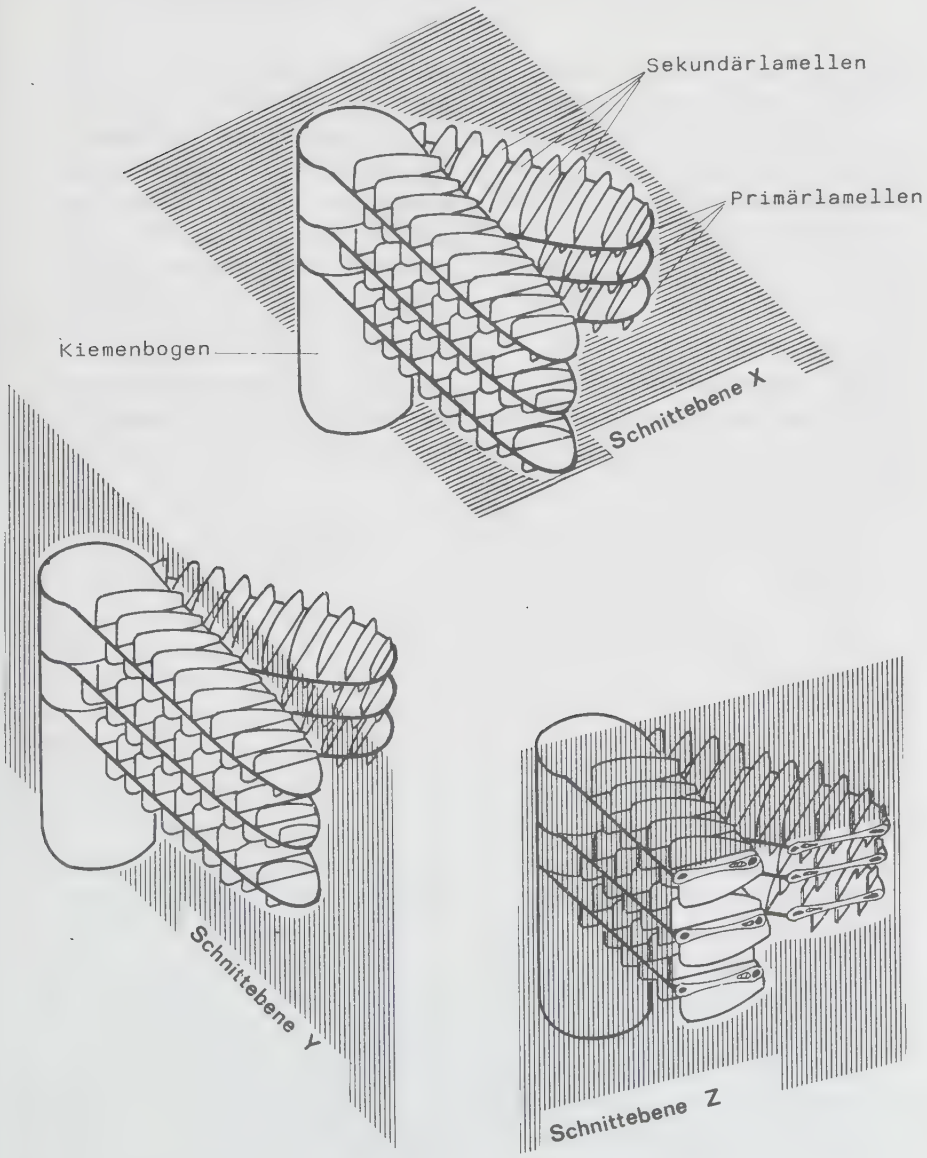
2.2.2. Elektronenmikroskopie

Für die Elektronenmikroskopie wurden sofort nach der Tötung mit Rasierklingen Teile von Kiemen und Pseudobranchien in 6,25%-ige Glutaraldehydlösung gebracht, wo sie 3-4 h lang fixiert wurden. Gewebeproben derselben Präparate wurden zusätzlich in Formalin und Bouin'scher Lösung fixiert.

Nach der Fixation in der Glutaraldehydlösung wurden die Gewebsstückchen in Sörensen-Phosphat-Puffer einige Male gespült und anschließend nochmals in einer Osmiumtetroxid-Lösung (OsO_4) nach Caulfield 2 Stunden lang nachfixiert.

Nach wiederholtem Spülen in der Saccharose-Puffer-Lösung nach Sörensen wurden die Präparate in einer aufsteigenden Azetonreihe dehydriert und in vorgetrocknete Gelatinekapseln verbracht, wo

Abb.1: Schematische Darstellung der bevorzugten Schnittebenen durch Kiemenbogen, Primärlamellen und Sekundärlamellen



sie mit Epon 812 (aliphatisches Epoxid-Harz) nach Luft eingebettet wurden. Nachdem die gefüllten Kapseln nach 48 Stunden im Brutschrank auspolymerisiert waren, konnten die Gelatinekapseln entfernt werden.

Nach dem Zuschneiden der Präparate mit der Trimmvorrichtung TM60 (Reichert) wurden Semidünnschnitte (0,5-1µm) auf einem Porter Blum MT-1-Ultra-Mikrotom (Sorvell, Inc.) angefertigt. Die Semidünnschnitte wurden mit Toluidinblau- und Safraninrotlösung oder mit Azurlösung angefärbt. Die Ultradünnschnitte wurden mit einem Ultracut^{R} (Reichert-Jung) angefertigt und nach Reynolds mit Uranylazetat (30 bzw. 20 min) und Bleizitrat (10 bzw. 8 min) kontrastiert.

Die Auswertung der histologischen Schnitte erfolgte mit einem SM-Lux Mikroskop der Firma Leitz. Photographien wurden mit einem Photomikroskop G41-170 der Firma Zeiss angefertigt. Die Auswertung der Ultradünnschnitte erfolgte mit einem Elmiskop Ia der Firma Siemens.

IV. Ergebnisse

A. Die Morphologie der Kiemen

1. Kiemenbögen

Bei der Goldorfe sind auf beiden Seiten vier Kiemenbögen (I-IV) ausgebildet (vgl.Abb.2). Die ventralen Schenkel der Kiemenbögen ragen weiter nach rostral als die dorsalen. Jeder Kiemenbogen trägt zwei Reihen von Primärlamellen, die Hemibranchien, die zusammen eine Holobranchie bilden. Jede Primärlamelle trägt wiederum auf ihrer oberen und unteren Seite zahlreiche Sekundärlamellen (vgl.Abb.1). Die Zahl der Primärlamellen pro Hemibranchie liegt etwa bei 96 - 110 (VAN DE GRAAFF, 1984).

Licht- und elektronenmikroskopisch konnten in der Morphologie der Kiemenbögen I bis IV und der Kiemenbögen beider Seiten keine faßbaren Unterschiede festgestellt werden.

Als Stütze des Kiemenbogens dient ein nach rostral konkaves Knorpelskelett. Der dorsale, kürzere Anfangsabschnitt nimmt etwa ein Drittel der Länge ein und läuft nach kaudal, wobei er sich verjüngt. An seiner dünnsten Stelle biegt er nach rostral um. Hier nimmt er wieder an Stärke zu und läuft in einem leichten, nach kaudal konvexen Bogen nach vorne aus. Diese Knorpelspangen sind von feinen retikulären und kollagenen Fasern umgeben, die zusammen ein lockeres Maschenwerk bilden.

Bei einem Längsschnitt durch den Kiemenbogen (Schnittebene Y) sind an seiner rostralen, der Mundhöhle und dadurch dem Strom des Atemwassers zugekehrten Kante, auch schon makroskopisch sichtbare kleine Reusenfortsätze zu erkennen. Ihre Grundlage bildet ein knorpeliger Kern. Außen werden sie von einer aus mehreren Schichten bestehenden Schleimhaut, die von zahlreichen Schleimzellen und Sinnesknospen durchsetzt ist, überzogen. Sie gleicht der Schleimhaut, die vom Kiemenhöhlenboden und Kiemenhöhlendach kontinuierlich auf die Kiemenbögen übergeht. Die knorpelige Grundlage der Reusenzähne ist in eine dicke Lage aus kollagenen Fasern eingebettet. Das Knorpelskelett des Kiemenbogens und seine Reusenzähne trennen eine Muskelschicht und ein lockeres bindegewebiges Maschenwerk.

Die Muskelschicht folgt unmittelbar auf die kollagenen Fasern. Diese Muskelpakete aus quergestreiften Muskelfasern laufen parallel zum Kiemenbogenskelett. Sie werden von markscheidenhaltigen Nervenfasern größeren und kleineren Kalibers begleitet, die in das lockere Bindegewebe des Perimysium externum eingebettet sind.

Zwischen Muskelschicht und Kiemenbogenskelett befindet sich ein aus zahlreichen retikulären und kollagenen Fasern bestehendes Maschenwerk, in das zahlreiche Fibrozyten eingelagert sind und das von zarten Kapillaren und Venolen durchzogen wird.

In jedem Kiemenbogen verlaufen parallel zum Skelett des Kiemenbogens, an der den Primärlamellen zugewandten Seite, die efferente Kiemenbogenarterie, die afferente Kiemenbogenarterie und die Kiemenbogenvene. Die efferente Kiemenbogenarterie läuft rostral der deutlich kleineren afferenten Kiemenbogenarterie, die nahe der Basis der Kiemengräte liegt.

Bei Querschnitten durch den Kiemenbogen (Schnittebene X, vgl.Abb. 1) erkennt man in lockeres Bindegewebe eingebettet direkt über dem Knorpelbogen die efferente Kiemenbogenarterie mit ihrem deutlichen Dreischichtenbau. In der Nachbarschaft der efferenten Kiemenbogenarterie können auf Längs- und Querschnitten markhaltige Nervenstränge beobachtet werden, deren Durchmesser dem der efferenten Kiemenbogenarterie entspricht. Die Markmäntel der Axone sind deutlich zu erkennen und der gesamte Nervenfaserstrang ist von Perineurium umschlossen. Über den Nervensträngen verläuft die efferente Kiemenblattarterie (die längsgeschnitten ist), die in die efferente Kiemenbogenarterie einmündet. Zwischen afferenter und efferenter Kiemenbogenarterie liegt die Kiemenbogenvene. Über der efferenten Kiemenbogenarterie zieht die afferente Kiemenbogenarterie, die die zwei afferenten Kiemenblattarterie abgibt, die in die alternierenden Primärlamellen ziehen und an der medialen Seite der Primärlamellen entlangläuft.

Daneben wurden aber auch noch zahlreiche kleinere Venen und Arterien, Arteriolen und Lymphgefäße beobachtet, die unregelmäßig in verschiedenen Richtungen verlaufen.

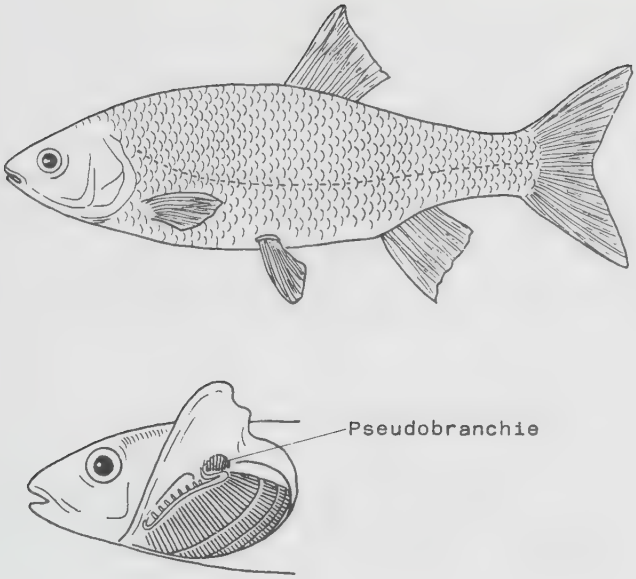


Abb.2: a) Die Goldorfe (Leuciscus idus L.)
b) Darstellung der Pseudobranchie und der Kiemenbögen in situ bei aufgeklapptem Kiemendeckel

2. Primärlamellen

Jeder Kiemenbogen trägt zwei Reihen von Primärlamellen, die sich als Falten darstellen. Jeweils eine Reihe von Primärlamellen bildet eine Hemibranchie. Zwischen den Hemibranchien eines Kiemenbogens zieht ein bindegewebiges Septum und verbindet die beiden Hemibranchien miteinander. Dieses liegt zwischen dem Kiemenbogen und dem proximalen Drittel der Primärlamellen. Die Primärlamellen der beiden Hemibranchien eines Kiemenbogens sind alternierend zueinander angeordnet. Ebenso liegen die Primärlamellen der aboralen Reihe der Primärlamellen alternierend zur oralen Reihe der Primärlamellen des nachfolgenden Kiemenbogens (vgl. Abb.1).

2.1. Kiemenknorpel (sog. Kiemengräte)

Jede Primärlamelle wird von einem Knorpelstab gestützt, der von großen Chondrozyten gebildet wird und von einem Perichondrium umgeben ist. Die teils runden, ellipsoiden bis länglichen Chondrozyten färben sich in Semidünnschnitten und Toluidinblau-Safraninrotfärbung basophil an. Ihr Zytoplasma stellt sich in manchen Fällen blasig und leicht granuliert dar. Der große Zellkern weist ein locker verteiltes Chromatin auf, ein Nukleolus in den meisten Fällen deutlich zu erkennen. Der Zellkern kann oft bis zu zwei Drittel der Zelle einnehmen. Die homogene Interzellularsubstanz färbt sich intensiv violett an. Bei der PAS-Reaktion stellt sich die Interzellularsubstanz rosa dar; die Chondrozyten werden von einer deutlichen PAS-positiven Membran umgeben und ihr Zytoplasma erscheint zumeist sehr hell rosa oder optisch leer. Bei Alcianblaufärbung stellt sich ein ähnliches Bild ein, aber das Zytoplasma erscheint nun in allen Blauschattierungen und der Zellkern stellt sich rosa dar. Die Verteilung der Chondrozyten kann unterschiedlich sein. Zahlreiche Chondrozyten können dicht versetzt übereinander gestapelt sein mit nur wenig Interzellularsubstanz dazwischen, oder umgekehrt nur wenige Chondrozyten werden inmitten einer gut ausgebildeten Interzellularsubstanz angetroffen.

Die Kiemengräte liegt etwas exzentrisch zur medialen Seite der Primärlamelle. Auf ihrer medialen Seite verläuft die afferente Kiemenblattarterie, die sich eng an sie anschmiegt. Im proximalen Drittel ist die Oberfläche des Kiemenknorpels gerippt. Der basale Teil ist knollig verdickt und setzt sich aus zwei zum Kiemenbogen hin divergierenden Anteilen zusammen. In der Schnittebene Y stellt sich die Basis des Kiemenknorpels wie ein Torbogen dar, unter dem die efferente Kiemenblattarterie durchläuft.

Der Körper des Kiemenknorpels reicht bis kurz vor dem distalen Ende der Primärlamelle und wird bis dorthin etwas schmäler. Der Kiemenknorpel weist eine leichte Biegung auf, wobei seine konvexe Seite zur afferenten Kiemenblattarterie zeigt. Die Basis des Kiemenknorpels zeigt nach lateral, so daß die Basen der Kiemenknorpel zweier gegenüberliegender Primärlamellen voneinander abgewendet werden. Die verbreiterten basalen Enden der übereinanderliegenden Kiemenknorpel einer Hemibranchie sind untereinander durch eine dicke Bindegewebslage verbunden. Diese setzt sich neben einigen elastischen Fasern, die sich bei der Weigert-van Gieson-Färbung deutlich gelblich darstellen, überwiegend aus kollagenen Fasern zusammen.

2.2. Kiemenblattmuskulatur

Die Hemibranchien eines Kiemenbogens werden von einer Bindegewebsmasse zusammengehalten, dem interbranchialen Septum oder Diaphragma. Es erstreckt sich von der Basis der Primärlamellen bis etwa zu deren proximalen Drittel oder Mitte. Darin eingelagert liegen die Musculi adductores.

Die Musculi adductores entspringen entlang des proximalen Abschnittes zweier aufeinanderfolgender Kiemenknorpel einer Hemibranchie (vgl.Abb.3). Etwa im proximalen Drittel der Primärlamellen, wo der muskulöse Anteil des Muskels in die Sehne übergeht, treffen die Sehnen der Muskeln der gegenüberliegenden Primärlamellen aufeinander. Sie laufen ein kurzes Stück gemeinsam, bilden eine Aponeurose, worauf wieder je ein Faserbündel in die alternierende Primärlamelle zieht. Vor dem Anheften an die Kiemengräte geben sie Fasern ab, die die afferente Kiemenblattarterie in ihrem Verlauf entlang der Kiemengräte umhüllen und begleiten.

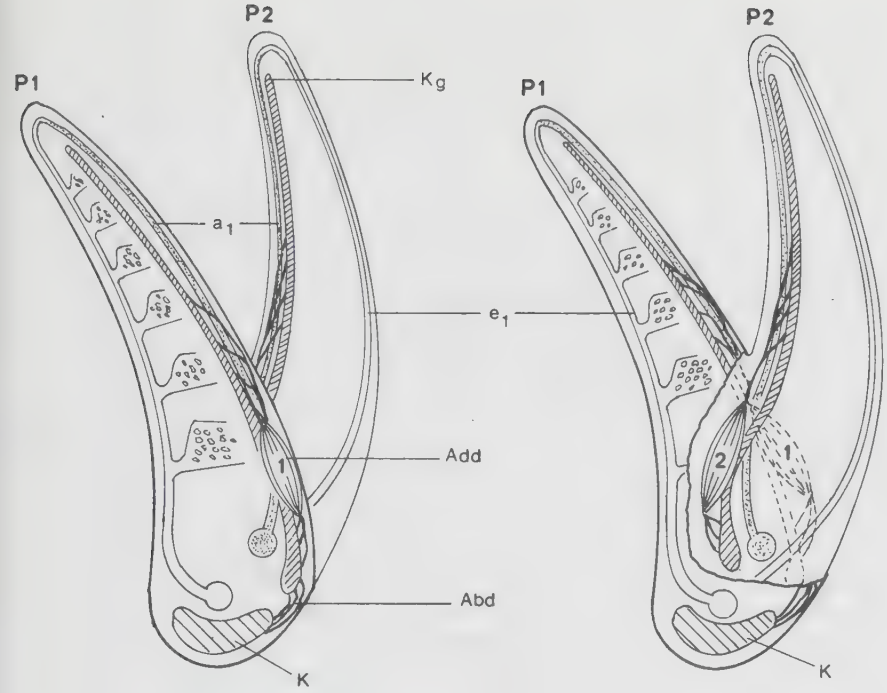
Die Kreuzungsstelle der Sehne bildet das distale Ende des interbranchialen Septums. Nachdem sich die Sehnen getrennt haben, trennen sich auch die Primärlamellen voneinander und werden frei beweglich.

Die Musculi abductores liegen als schmales Muskelpaket zwischen der Basis der Kiemengräte und der knorpeligen Stütze des Kiemenbogens. Die Musculi abductores befinden sich immer nur jeweils an der oralen Hemibranchie.

2.3. Epithel der Primärlamellen

Jede Primärlamelle trägt auf ihrer oberen und unteren Seite eine große Anzahl von feinen Fältchen, den Sekundärlamellen. An den vorderen (oralen) und hinteren (aboralen) Kanten der Primärlamellen, an denen die Sekundärlamellen der oberen und unteren Seite aufeinandertreffen, ist das Epithel der Primärlamellen vielschichtig. Ebenso trägt das distale Ende der Primärlamellen, an dem keine Sekundärlamellen sitzen, mehrschichtiges Epithel. Auch zwischen den Sekundärlamellen, im interlamellaren Bereich, ist mehrschichtiges Epithel ausgebildet. Unter dem Epithel liegt die Basalmembran. Sie reagiert bei der PAS-Reaktion stark positiv. Besonders gut ist sie aber an Semidünnschnitten, die mit Toluidinblau-Safraninrot gefärbt sind, zu erkennen. Auf der Innenseite der Basalmembran, in Richtung der Achse der Primärlamelle, liegen ihr zahlreiche langgestreckte Fibrozyten an.

Das Innere der Primärlamelle ist sehr komplex aufgebaut und, wie aus Abb.1 hervorgeht, erreicht man je nach Schnittiefe und Schnittebene andere Strukturen. So stellt sich bei gewählter Schnittebene Y und unterschiedlicher Schnittiefe die afferente oder efferente Kiemenblattarterie dar, der bindegewebige Grundstock, Gefäße oder die Knorpelgräte. Verläuft der Schnitt nicht genau in der gewählten Ebene und ist etwas tangential angelegt, kann das Schnittbild sich wieder unterschiedlich darstellen.



P1 = orale Primärlamelle; P2 = aborale Primärlamelle;
1 = zu P1 gehöriger M. adductor; 2 = zu P2 gehöriger M. adductor;
Kg = Kiemengräte; a_1 = afferente Kiemenblattarterie;
e_1 = efferente Kiemenblattarterie; Add. = M.adductor;
Abd. = M. abductor; K = Kiemenbogen.

Abb.3: Schematische Darstellung der Muskulatur in einem alternierenden Primärlamellenpaar;
Bei Abbildung b) Primärlamelle teilweise abpräpariert.

2.3.1. Epithelzelle der Primärlamelle

Das Epithel der Primärlamelle enthält mehrere Zelltypen. Der Basalmembran aufsitzend und auch in höheren Schichten befinden sich verschieden große Epithelzellen, die sich mit Toluidinblau-Safraninrot unterschiedlich hell und dunkel anfärben. Auch die Epithelzellkerne zeigen Variationen. Neben Kernen mit grobschollig Chromatin kommen Epithelzellkerne mit gleichmäßig verteiltem oder randständig konzentriertem Chromatin vor. Ein Nucleolus ist meist gut zu erkennen. Diese Zellen bilden den Hauptteil des Kiemenepithels. Wenn ihre Oberfläche Kontakt mit dem äußeren Milieu hat, sind mikrovilliartige Oberflächendifferenzierungen ausgebildet.

Bei der Betrachtung mit dem Elektronenmikroskop erkennt man, daß die Anzahl und Form der verschiedenen Zellorganellen unterschiedlich sein kann. Der Golgiapparat kann unterschiedlich von Zelle zu Zelle ausgeprägt sein. Mehrere Paare von Lamellen, die peripher ineinander übergehen, sind parallel nebeneinander geschichtet. Sie können miteinander anastomosieren. In der Nachbarschaft der Lamellen können membrangebundene Vesikel vorkommen, deren Inhalt sich elektronenlicht darstellt. Die Enden der Lamellen stellen sich auch kolbenförmig erweitert dar. In anderen Zellen wiederum kann das Lamellensystem auf einige Membranen reduziert sein oder überhaupt nicht ausgebildet sein. Das endoplasmatische Retikulum dieser Epithelzellen ist sehr gut entwickelt. Dabei scheinen rauhes und glattes endoplasmatisches Retikulum bei einem Großteil der Zellen annähernd gleich häufig vorzukommen. Das rauhe endoplasmatische Retikulum kann in unterschiedlicher Ausdehnung vorliegen. Typisch ist die paarweise Anordnung der Lamellen. Die Hohlräume des granulären endoplasmatischen Retikulum können zisternenartig erweitert sein oder nur eine spaltförmige Lichtung aufweisen. Das glatte endoplasmatische Retikulum findet sich häufig in Form von unregelmäßig konfigurierten Schläuchen. Diese können stärker verzweigt sein als die des rauhen endoplasmatischen Retikulums. Lysosomale Strukturen sind regelmäßig anzutreffen. Sie stellen sich rund, oval bis unregelmäßig gestaltet dar. Meist sind sie von einer deutlichen Membran umgeben, sie können aber auch unregelmäßig begrenzt vorliegen. Ihr Inhalt variiert zwischen homogenen, stark elektronendichten Material oder fein gra-

nulierten, vesikulären oder lamellären Substanzen unterschiedlicher Elektronendichte. Mitochondrien sind in unterschiedlicher Anzahl anzutreffen. Ihre Matrix stellt sich meist mäßig elektronendicht dar. Die Cristae mitochondriales sind teilweise gut zu erkennen.

Die in ihrer Form unterschiedlich gestalteten Kerne dieser Epithelzellen werden von einer deutlichen Kernhülle umgeben. Das Aussehen des Chromatins desselben Zelltyps kann entsprechend dem lichtoptischen Bild verschieden gestaltet sein. Die Chromatinmassen sind entweder über den ganzen Kernraum gleichmäßig oder grobschollig verteilt, oder am Rand des Kerns konzentriert. Der Nukleolus ist, soweit vorhanden, gut zu erkennen. Sein Chromatin stellt sich dicht dar.

2.3.2."Mastzellen"

Im Epithel zwischen den Primärlamellen fielen Zellen durch ihren hohen Gehalt an metachromatischen Granula auf. Man kann sie auch im darunterliegenden Bindegewebe antreffen. Sie werden von einer sehr feinen osmiophilen Zellmembran umgeben. Diese Zellen sind größtenteils rund. Auch ihre Einschlüsse sind fast immer rund und unterschiedlich groß. In einigen Fällen ist eine zarte Membran um diese Einschlüsse angedeutet. Diese Einschlüsse stellen sich entweder stark osmiophil und homogen, mäßig elektronendicht mit hellerem Zentrum, oder gleichmäßig elektronenlicht dar. Bei einigen Einschlüssen ist keine Membran (mehr) zu erkennen. Ihr Inhalt ist elektronendurchlässig und flockig bis amorph. In einer solchen Zelle können mehr als 70 derartige Einschlüsse gezählt werden. Zwischen ihren zahlreichen Einschlüssen, die die Zelle nahezu vollständig ausfüllen, sind einzelne glatte, verzweigte Tubuli mit elektronenlichtem Inhalt und einzelne kleine, von einer Membran umgebene Vesikel mit ebenfalls elektronenlichtem Inhalt zu erkennen. Ein Pol der Zelle ist etwas zu einer Spitze ausgezogen und frei von Einschlüssen. Dieser Bereich stellt sich mäßig elektronendicht dar und einzelne kurze unverzweigte, aus parallelen Membranen bestehende Strukturen sind zu erkennen. Diese tubuliartigen Gebilde weisen einen elektronenlichten Inhalt auf. Diese

Zellen mit den metachromatischen Einschlüssen gleichen den Mastzellen von Säugetieren und werden deshalb im folgenden als "Mastzellen" bezeichnet (vgl.Abb.4).

2.3.3. "Osmiophile Zellen"

Von den genannten Zellen mit den metachromatischen Granula unterscheiden sich sehr deutlich ebenfalls granulahaltige Zellen. Sie werden sporadisch im Epithel zwischen den Primärlamellen beobachtet. Diese Zellen sind charakterisiert durch ihre große Anzahl von osmiophilen homogenen Einschlüssen (vgl.Abb.5). Deren Form ist oval und sie sind wesentlich zarter und kleiner als die vorher beschriebenen metachromatischen Granula. Diese osmiophilen Einschlüsse sind regelmäßig über die Zelle verteilt. Der große Kern mit randständigem Chromatin ist unregelmäßig gestaltet. Mäßig elektronendichte Mitochondrien, deren Cristae mitochondriales nicht immer deutlich zu erkennen sind, liegen über die Zelle verteilt. Der Golgiapparat besteht aus mehreren parallel übereinanderliegenden Membranen, die einen Stapel bilden. Dieser Stapel ist von einigen Vesikeln mit elektronenlichtem Material umgeben. Neben einigen wenigen Strukturen des glatten endoplasmatischen Retikulums ist das rauhe endoplasmatische Retikulum sehr gut ausgeprägt. Die parallelen, mit Ribosomen besetzten Schläuche sind teilweise cisternenartig erweitert und vorwiegend am Rand der Zelle oder um den Kern lokalisiert. Daneben werden einzelne mit Ribosomen besetzte Schläuche auch zwischen den osmiophilen Einschlüssen angetroffen. Zahlreiche freie Ribosomen liegen über das ganze Zytoplasma verstreut vor. Die Zelle wird von einer schmalen deutlich osmiophilen Zellmembran umgeben. Diese Zellen mit den stark osmiophilen Einschlüssen werden im folgenden als "osmiophile Zellen" bezeichnet.

2.3.4. Schleimzellen

Schleimzellen werden in den Kiemen der Goldorfe im Epithel zwischen den Primärlamellen und in dem Kryptenepithel zwischen den Sekundärlamellen häufig angetroffen. Außerdem kommen sie sehr zahlreich an der medialen und lateralen Kante der Primärlamelle

und am distalen Ende der Primärlamelle vor. Sie sind rund bis oval und weisen bei der H.E.-Färbung eine helle und netzartige Plasmastruktur auf. Bei der PAS-Reaktion sind die Vakuolen gefüllt mit rosa bis hellviolett gefärbtem Material. Besonders deutlich heben sich die Schleimzellen bei der Alcianblaufärbung durch ihre deutliche Blaufärbung von den umgebenden Epithelzellen ab. Bei Semidünnschnitten, die mit Toluidinblau und Safranin-rot gefärbt wurden, erkennt man bei starker Vergrößerung, daß die Schleimzelle gefüllt ist mit kleinen rosagefärbten Vakuolen, die von einer dichten Membran umgeben sind. Der Zellkern wird nur selten angetroffen und liegt dann meistens im basalen Teil der Zelle, das heißt, er liegt in dem Teil der Zelle, die der freien Oberfläche abgewandt ist. Der Kern ist meist sehr chromatinreich. Die Schleimzellen können direkt an die Oberfläche ragen, wobei der apikale Teil der Zelle oft halsartig verengt erscheint und der Vorgang der Sekretion einer amorphen Substanz, die die Zelle an ihrer Oberfläche bedeckt, angedeutet wird. Sie können im Schnitt auch von schmalen Epithelzellausläufern überlagert werden.

Bei der elektronenmikroskopischen Betrachtung der Schleimzellen (vgl.Abb.6) sieht man, daß zahlreiche dichtgestapelte Schleimtröpfchen die gesamte Zelle, unter Verdrängung anderer Zellorganellen, ausfüllen können. Diese Schleimtröpfchen variieren in ihrer Größe und Dichte. Neben einigen wenigen kleineren dunklen Tröpfchen stellt sich der Großteil elektronenlicht dar und ist mit feinstrukturiertem filamentösen oder flockigen Material gefüllt. Wenn die Tröpfchen in einer gefüllten Schleimzelle eng zusammenliegen, ist eine kontinuierliche Grenzmembran, wenn vorhanden, nur schwer darzustellen. Neben dem basalständigen Kern, dessen Chromatin gleichmäßig verteilt ist, wird bei einigen Schleimzellen in der basalen Zellregion ein gut ausgebildeter Golgiapparat, zahlreiche Ribosomen und granuliertes endoplasmatisches Retikulum angetroffen.

2.3.5. Stäbchenzellen oder Rodletzellen

Vereinzelt werden im interlamellaren Epithel zwischen den Sekundärlamellen, vor allem aber im lockeren Bindegewebe an der Basis der Primärlamellen um die Gefäße und an den Kanten der Primärlamellen Zellen beobachtet, die sich bei H.E.-Färbung nur schwach darstellen und nur durch ihren deutlich gefärbten runden Kern und die Zellmembran zu erkennen sind. Besser stellen sich diese Zellen bei Masson-Trichromfärbung und bei der Weigert-van Gieson-Färbung dar. Bei der letzteren Färbung ist eine deutliche dunkle Zellmembran zu erkennen und das Zytoplasma ist blaßgelb. Über das Zytoplasma der Zelle verteilt sind schattenhaft dunkel angefärbte Granula zu beobachten. Der runde Zellkern ist stets in einem Pol dieser ovalen Zellen lokalisiert. Sein Chromatin ist in einzelnen Schollen über den Kernraum verteilt.

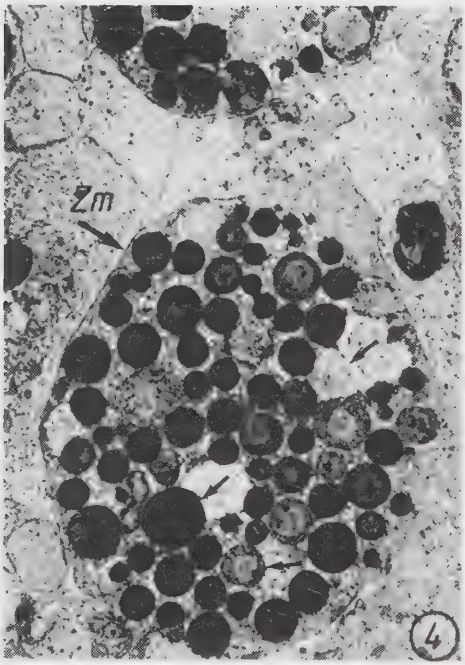
Am deutlichsten lassen sich die Stäbchenzellen am Semidünnschnitt mit Toluidinblau-Safraninrot darstellen. Die Zellmembran, die in Paraffinschnitten sich nur als feine Membran darstellte, tritt im Semidünnschnitt als dicke, homogene, blau gefärbte Schicht auf. Im Längsschnitt stellen sich die Stäbchenzellen eiförmig dar, wobei in den meisten Fällen ein zugespitzter Pol zu erkennen ist, der im folgenden als apikaler Pol bezeichnet wird. Am gegenüberliegenden basalen Pol der Zelle liegt regelmäßig der runde Zellkern. Im Querschnitt stellen sich die Stäbchenzellen rund dar, und einige dunkle runde Einschlüsse sind erkennbar. Im Längsschnitt erscheinen diese dunklen Einschlüsse als kleine zarte Stäbchen oder als keulenförmige Gebilde. Ihre Länge entspricht etwa einem bis zwei Dritteln der Zelle. Diese Stäbchen ordnen sich stets so an, daß sie in Richtung des apikalen Teils mit ihrem dünnen, spitzen Ende konvergieren. Das dickere Endstück ist dem Zellkern zugewandt.

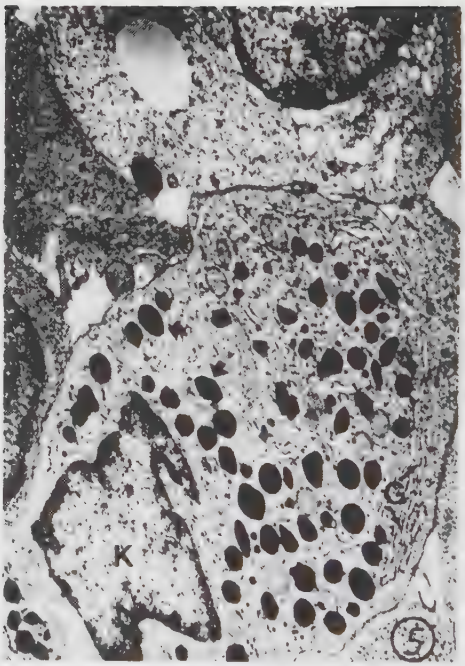
Bei der Betrachtung mit dem Elektronenmikroskop stellen sich die Stäbchen als homogene osmiophile Keulen oder Stäbchen dar, die von einer feinen osmiophilen Membran umgeben werden (vgl.Abb.7). Im Längsschnitt ist in dem schmalen Teil der Stäbchen, die dem apikalen Pol zugewandt sind, eine verdichtete schmale Zone zu erkennen. Im apikalen Teil der Zelle sind außerdem zahlreiche schma-

le kürzere Stäbchen konzentriert. Auch diese werden von einer Membran umgeben. Im Querschnitt sind die Stäbchen rund oder unregelmäßig eckig (vgl.Abb.16). In einigen Rodletzellen fehlen diese Stäbchen. Das Zytoplasma erscheint dann vollständig ausgefüllt mit Vakuolen. Diese sind unterschiedlich groß, unterschiedlich geformt und werden von einer deutlichen dichten feinen Membran umgeben. Nicht selten sind membranartige Strukturen innerhalb der Vakuolen zu erkennen. Der Inhalt der Vakuolen ist elektronenlicht und kann in einigen Fällen filamentös erscheinen. An der Zellspitze kommen schlauchartige Gebilde vor. Sie werden von osmiophilen parallelen Membranen begrenzt und ihre Größe variiert. Sie können sehr schmal sein mit elektronenlichtem Inhalt, oder breiter und cisternenartig erweitert mit mäßig elektronendichtem Material. Das Zytoplasma zwischen den Vakuolen stellt sich mäßig elektronendicht dar und zahlreiche Ribosomen kommen vor. Der Golgiapparat besteht aus einigen parallelen Lamellen mit assoziierten kleinen, hellen Vesikeln. Mitochondrien wurden in den angeschnittenen und untersuchten Zellen nicht angetroffen. Die Stäbchenzellen werden von einer dicken Zellwand umgeben. Unter der leicht gewellten Zellmembran umgibt eine mäßig elektronendichte Schicht, in der zahlreiche feine und dickere Faserstrukturen zu erkennen sind, die Zelle. An der Innenseite dieser Schicht sind sehr kleine osmiophile Körnchen konzentriert.

2.3.6. Chloridzellen

Die sogenannten Chloridzellen sind in den Kiemen der Goldorfe über das gesamte Epithel der Primärlamellen verstreut. Nahezu regelmäßig wird der Bereich nahe der Basis der Sekundärlamellen, am Umschlag der Basalmembran von Sekundärlamelle auf Primärlamelle, von Chloridzellen flankiert. Sie können auch auf das Epithel der Sekundärlamellen (vgl.dort) übergreifen. Der dunkle, meist basal gelegene Kern und schattenhaft anfärbbare dunkle Granula bilden die Kennzeichen dieser azidophilen Zellen. An Semidünnschnitten und Toluidinblau-Safraninrot-Färbung sind hellere und dunklere Zellen gut zu unterscheiden. Die Chloridzellen kommen in unterschiedlichen Formen vor. Sie können runde oder längliche Form annehmen und füllen so die Zwischenräume zwischen dem Epithel voll-


Zm
4


K
5

S
k

St
K
w
7

Abb.4: Ultrastruktur einer "Mastzelle" im Epithel einer Primärlamelle.
Goldorfe (Warmwasserhaltung);
Zm = Zellmembran; (↕) unterschiedlich elektronendichte Granula;
Vergr. 5000 x

Abb.5: Ultrastruktur einer "osmiophilen Zelle" im Epithel einer Primärlamelle.
Goldorfe 29 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
G = granuläres endoplasmatisches Retikulum; K = Zellkern;
(⬆) osmiophile Einschlüsse;
Vergr. 6000 x

Abb.6: Ultrastruktur einer Schleimzelle (S) mit Sekretion (⬆) und angrenzenden Chloridzellen im interlamellaren Epithel einer Primärlamelle.
Goldorfe 29 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
K = Zellkern; C = Chloridzellen;
Vergr. 6000 x

Abb.7: Ultrastruktur einer Stäbchenzelle im interlamellaren Epithel einer Primärlamelle.
Goldorfe 14 Tage in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
K = Zellkern; W = Zellwand; T = Tubuli; V = Vakuolen;
St = Stäbchen;
Vergr. 3000 x

ständig aus (vgl.Abb.8). Das gilt vor allem für die Chloridzellen, die im mehrschichtigen Kryptenepithel zwischen den Sekundärlamellen vorkommen. Liegen sie an der Oberfläche des Epithels, werden sie im Schnitt von den angrenzenden Epithelzellausläufern ganz oder teilweise überlappt. Ein Zellporus ist bei den Chloridzellen der Goldorfen, die im Süßwasser gehalten werden, nicht ausgebildet. An Stellen, an denen sie mit dem äußeren Milieu in Kontakt treten, ist eine mikrovilliartige Oberflächendifferenzierung ausgebildet.

Elektronenmikroskopisch sind die Chloridzellen der Goldorfe charakterisiert durch ihren Mitochondrienreichtum und ihr gut entwickeltes glattes endoplasmatisches Retikulum, das als reich verzweigtes Tubulussystem die gesamte Zelle durchzieht.

Die Mitochondrien der Chloridzellen sind gleichmäßig über die Zelle verteilt. Eine äußere Membran schließt das Mitochondrium vom Grundplasma ab. Einwärts dieser äußeren Membran liegt die innere Membran, von der die überwiegend transversalen Cristae mitochondriales abgehen, die unterschiedlich weit in das Innere des Organells hineinreichen. Die Matrix kann einige wenige kleine dichte Granula intramitochondralia enthalten. Im apikalen Teil der Chloridzelle fehlen Mitochondrien. Die Gestalt der Mitochondrien ist je nach Schnittprofil rund oder stabförmig bis gekrümmt.

Neben dem Mitochondrienreichtum ist für die Chloridzellen das weitverzweigte dreidimensionale Tubulusnetzwerk charakteristisch. Dieses Tubulussystem hat Verbindung zur basolateralen Zellmembran und ist über die gesamte Zelle regelmäßig verteilt. Am Übergang zur apikalen Zone der Zelle erscheinen zahlreiche Vesikel und kurze wenig verzweigte Tubuli mit mäßig elektronendichtem Inhalt. Sehr häufig sind die Tubuli den Mitochondrien dicht angelagert. Granuläres endoplasmatisches Retikulum wird durch den Reichtum der Zelle an glatten Tubuli in den Hintergrund gedrängt. Außer membranständigen Ribosomen kommen auch freie Ribosomen vor, die über das gesamte Zytoplasma verteilt sind. Golgiapparate aus drei bis vier dicht übereinandergelagerten Lamellenpaaren sind regelmäßig anzutreffen. An ihren Enden und entlang ihrer Oberfläche finden sich dichtgedrängt zahlreiche kleine Bläschen. Die Mehrzahl der in der Umgebung des Golgiapparates gelegenen kreisförmigen und schlauchförmigen Membranprofile gehören offensichtlich zu Quer- und Längsschnitten tubulärer Anteile des ausgedehnten Tubulussystem

Multivesikuläre Körper, die aus mehreren kleinen, von einer Membran umgebenen Vesikeln bestehen, kommen häufig vor. Vereinzelt sind lysosomale Strukturen zu beobachten, die unregelmäßig gestaltet sein können oder eine glatte Oberfläche besitzen und nahezu kugelig sind. Sie sind ausgefüllt mit feingranuliertem elektronendichtem Material. Wieder andere enthalten konzentrisch geschichtete, an Myelinfiguren erinnernde Membransysteme.

An der freien Oberfläche der Chloridzellen sind gut erkennbare fingerförmige Zellfortsätze ausgebildet (vgl.Abb.10) oder die Zellspitze zeigt eine Vorwölbung, die die angrenzenden Epithelzellen deutlich überragt. Der Inhalt dieser Vorwölbung stellt sich elektronenlicht und amorph dar und enthält keine Zellorganellen.

An der Oberfläche der Chloridzellen haftet feinfädiges bis flockiges Material. Der lichtmikroskopisch am Semidünnschnitt sichtbare Unterschied zwischen hellen und dunklen Chloridzellen liegt in der unterschiedlichen Elektronendichte des Zytoplasmas. Unterschiede in der Anzahl und Verteilung der Zellorganellen sind nicht zu erkennen.

2.3.7."Helle Zellen"

Deutlich von den Chloridzellen zu unterscheiden sind sehr helle Zellen, die bei Frischwasserfischen im Gegensatz zu den Kiemen der Goldorfen, die an eine 0,5%-ige NaCl-Lösung adaptiert wurden, selten festgestellt werden. Sie kommen im Kryptenepithel zwischen den Sekundärlamellen vor, können aber auch gelegentlich auf die Sekundärlamellen übergreifen. Am Semidünnschnitt mit Toluidinblau- und Safraninrotfärbung fallen sie durch ihr helles Zytoplasma und durch ihre unterschiedliche Form auf. Sie werden von einer feinen dunkel gefärbten Zellmembran umgeben. Im Zytoplasma verteilt sind dunkle fadenförmige Strukturen zu erkennen und einzelne oder mehrere kleine dunkle Granula. Der dunkle runde bis längliche Zellkern weist überwiegend randständiges Chromatin auf. Einzelne Chromatinschollen können über den Kernraum verteilt sein. Ein dunkler Nukleolus ist gut zu erkennen.

Bei der elektronenmikroskopischen Betrachtung ist die helle Zelle gekennzeichnet durch ihr elektronenlichtes Zytoplasma, das sich

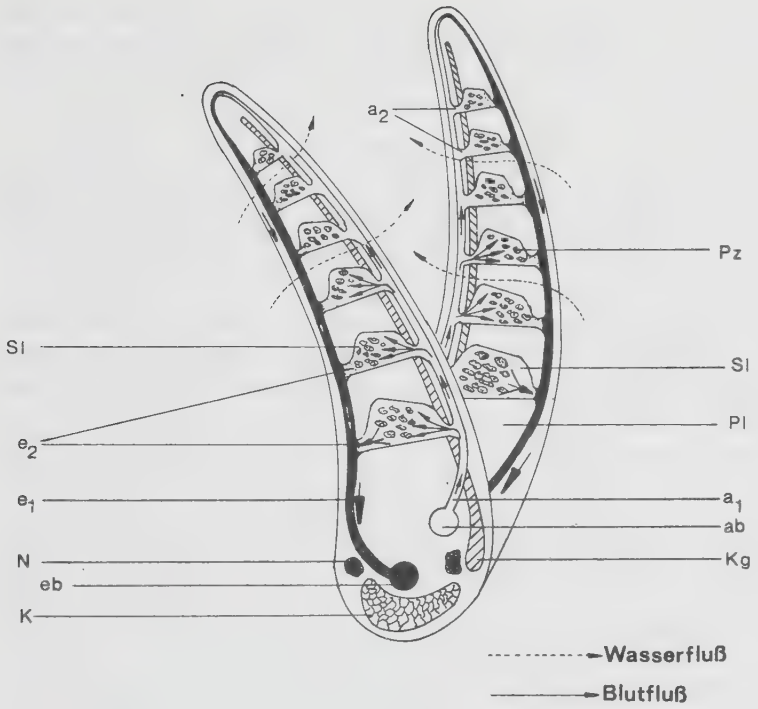
unregelmäßig amorph darstellt. Zahlreiche Ribosomen sind vereinzelt oder in kleinen Gruppen über das gesamte Zytoplasma verteilt anzutreffen. Unterschiedlich viele Mitochondrien, mit deutlichen Cristae mitochondriales und deutlicher Membranbegrenzung können beobachtet werden. Unterschiedlich zwischen den einzelnen hellen Zellen ist auch die Verteilung des glatten und rauhen endoplasmatischen Retikulums. Kurze und längere verzweigte schlauchartige Strukturen des glatten endoplasmatischen Retikulums liegen in Nachbarschaft zu parallelen Lamellen des rauhen endoplasmatischen Retikulums, die oft zisternenartig erweitert sind. Der Inhalt der tubulären und vesikulären Strukturen des glatten und rauhen endoplasmatischen Retikulums kann sich unterschiedlich elektronenlicht bis mäßig elektronendicht darstellen. Neben diesen Strukturen fallen längere parallel zueinander liegende Ketten auf. Diese aus parallelen Lamellen bestehenden Ketten verengen sich in regelmäßigen Abständen und sind an diesen eingeengten Stellen von feingekörntem und osmiophilem Material umgeben. Die Abschnitte zwischen diesen "Poren" stellen sich elektronenlicht dar. Diese parallelen Membranstrukturen mit den in regelmäßigen Abständen auftretenden verengten und verdichteten Bereichen gleichen den Annulatae lamellae.

3. Blutgefäßsysteme in der Primärlamelle

In der Blutgefäßversorgung der Primärlamellen der Kiemen der Goldorfe können zwei verschiedene Blutgefäßsysteme voneinander unterschieden werden.

3.1. Funktionelles Blutgefäßsystem

Das arterio-arterielle oder funktionelle Blutgefäßsystem umfaßt die afferente Kiemenblattarterie, die von der afferenten Kiemenbogenarterie kommend medial am Kiemenknorpel entlangläuft. In regelmäßigen Abständen gibt sie die afferenten Kiemenfaltenarteriolen ab, die in das Blutlakunensystem der Sekundärlamelle münden. Nachdem das Blut die Blutlakunen durchflossen hat, in denen der Gas- und Ionenaustausch stattgefunden hat, wird es von den efferenten Kiemenfaltenarteriolen gesammelt und über die efferente



K = Kiemenbogen; Pl = Primärlamelle; Sl = Sekundärlamelle; Kg = Kiemengräte; N = Nerv; Pz = Pillarzelle; a_1 = afferente Kiemenblattarterie; a_2 = afferente Kiemenfaltenarteriole; e_1 = efferente Kiemenblattarterie; e_2 = efferente Kiemenfaltenarteriole; ab = afferente Branchialarterie; eb = efferente Branchialarterie.

Abb.8: Schematische Darstellung des respiratorischen Blutflusses in einem alternierenden Primärlamellenpaar.

Kiemenblattarterie, die am lateralen Rand der Primärlamelle entlangzieht, zur efferenten Kiemenbogenarterie gebracht. Eine afferente Kiemenfaltenarteriole kann mehrere Sekundärlamellen versorgen.

Sowohl afferente wie efferente Kiemenblattarterie sind entsprechend ihrem Aufbau als Arterien charakterisiert. Der Tunica interna mit charakteristischen (vgl.unten) Endothelzellen und Lamina elastica interna folgt die gut entwickelte Tunica media aus glatten Muskelzellen und zirkulär und spiralig angeordneten elastischen und kollagenen Fasern. Die Tunica externa besteht neben wenigen glatten Muskelzellen vorwiegend aus kollagenen, in steilen Schraubenwindungen verlaufenden Fasern. Sie verbindet das Gefäß locker mit seiner Nachbarschaft.

Auch die Kiemenfaltenarteriolen weisen die charakteristischen Endothelzellen auf, wie sie bei den Arterien vorkommen. Das Endothel zeigt eine starke Auffaltung der lumenwärts ragenden Endothelzellen. Das elektronenlichte Zytoplasma der Endothelzellen bildet lumenwärts kleine mikrovilliartige Ausstülpungen aus. Dicht unter diesen Ausstülpungen kommen zahlreiche kleine Vesikel mit mäßig elektronendichtem Inhalt vor. Rauhes endoplasmatisches Retikulum und einige wenige Mitochondrien sind um den runden, bei Arteriolen länglichen Kern angeordnet. Das Chromatin des Kerns ist randständig konzentriert. Besonders auffällig sind jedoch die zahlreichen stark osmiophilen bis mäßig elektronendichten Einschlüsse, die die Endothelzellen zum Teil vollständig ausfüllen. Sie können sich rund, oval und länglich darstellen. Bei sehr starker Vergrößerung ist eine feine mäßig elektronendichte Membran zu erkennen. Diese homogenen osmiophilen Körperchen, die den von WEIBEL und PALADE (1964) beschriebenen Einschlüssen gleichen, werden, wenn auch weniger zahlreich,in den Endothelien größerer Lymphgefäße und im Marginalkanal der Sekundärlamelle angetroffen.

3.2. Nichtrespiratorisches, nutritives Gefäßsystem

Das nichtrespiratorische, nutritive Gefäßsystem in der Primärlamelle setzt sich bei der Goldorfe aus zwei Anteilen zusammen, einem arteriovenösen Blutgefäßsystem und einem Lymphgefäßsystem.

Das arteriovenöse Gefäßsystem besteht aus zahlreichen Arteriolen, Venolen und Kapillaren, die in der Achse der Primärlamelle zu finden sind. Sie stehen mit kleineren Arterien und Venen an der Basis der Primärlamelle in Verbindung. Die Venen münden in die Kiemenbogenvene. Diese Gefäße sind mit Erythrozyten und Leukozyten gefüllt. Bei Schnittführung in der Schnittebene Z ist daneben noch eine größere Vene zwischen efferenter Kiemenblattarterie und Kiemengräte zu erkennen. Sie wird von einer extrem dünnen Zellwand ausgekleidet und ist mit zahlreichen Erythrozyten und Leukozyten gefüllt.

Neben diesem arteriovenösen Gefäßsystem ist ein Lymphgefäßsystem in der Achse der Primärlamelle ausgebildet. Zwei Lymphgefäße mit zartem Endothel laufen parallel zur Kiemengräte. In den schmalen Endothelzellen sind neben dem schmalen, mäßig elektronendichten Kern mit gleichmäßig über den Kernraum verteilten Chromatin kleine runde osmiophile Einschlüsse zu erkennen, die in Gruppen von 3-4 Körperchen zusammen auftreten. Diese den Weibel-Palade-Bodies ähnlichen Einschlüsse sind in diesen großen Lymphgefäßen, die die Kiemengräte begleiten, im Vergleich zu Arterien und Arteriolen in geringer Anzahl ausgebildet. Ein weiteres Lymphgefäß begleitet die afferente Kiemenblattarterie auf ihrer medialen Seite. Diese Lymphgefäße stehen mit größeren Lymphgefäßen an der Basis der Primärlamelle in Verbindung. Die Lymphgefäße sind entweder leer oder enthalten vereinzelt Lymphozyten.

4. Sekundärlamellen

Von den gegenüberliegenden Seiten einer Primärlamelle gehen die Sekundärlamellen, sie sich als zarte Fältchen darstellen, ab. Die Sekundärlamellen einer Primärlamelle sind alternierend angeordnet, ebenso wie die Sekundärlamellen der aufeinanderfolgenden Primärlamellen (vgl.Abb.1).

Bei Schnitten in der Y-Ebene erkennt man bei der lichtmikroskopischen Betrachtung der Sekundärlamellen in Lakunen perlschnurartig hintereinanderligende Blutzellen (v.a. Erythrozyten). Diese Ketten werden im Schnitt durch Stützzellen, die sogenannten Pillar-

zellen, unterbrochen, deren Ausläufer eine endothelartige Auskleidung der Blutlakunen bilden. Begrenzt werden diese Blutlakunen zu beiden Seiten von einer deutlichen Basalmembran, der das zweischichtige, respiratorische Epithel aufsitzt. In seltenen Fällen kann eine Chloridzelle oder eine helle Zelle zwischen den Epithelien beobachtet werden.

4.1. Respiratorische Epithelzelle

Bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung der Sekundärlamellen der Goldorfe stellt sich das respiratorische Epithel deutlich aus zwei Epithelzellagen bestehend dar. Zusätzliche Epithellagen können am Übergang zum Epithel der Primärlamellen vorkommen. Die Epithelzellkerne der äußeren Schicht sind sehr schmal und länglich und weisen randständiges Chromatin auf. Sie sind parallel zu den Blutlakunen angeordnet. Einzelne Chromatinschollen sind diffus im Kernraum verteilt. Die Epithelzellkerne der inneren Schicht sind in der Regel etwas kleiner als die Zellkerne der äußeren Schicht und häufig oval oder dreieckig. Das reichlich vorhandene Chromatin erscheint in diesen Zellkernen dichter und randständig. Ein runder dichter Nukleolus ist in der Regel deutlich zu erkennen. In den Epithelzellen der äußeren wie auch in der inneren Schicht sind Mitochondrien, freie Ribosomen und in einigen Fällen auch mehrere Golgiapparate und kleine membrangebundene Vesikel mit homogenen elektronenlichtem Material vorhanden. Neben einigen glatten Lamellen des endoplasmatischen Retikulums kommen überwiegend Strukturen des granulären rauhen endoplasmatischen Retikulums vor. Sie stellen sich nur wenig verzweigt dar und die parallelen Lamellen sind oft zisternenartig erweitert. Multivesikuläre Körper mit zahlreichen kleinen dichten membrangebundenen Vesikeln werden häufig beobachtet. Lysosomale Strukturen, die unterschiedlich in Form, Größe und Inhalt sind, sind regelmäßig in den Epithelzellen anzutreffen. Sie enthalten myelinartige Membranfiguren und stellen sich elektronenlicht dar oder beinhalten feines homogenes osmiophiles Material. Die Kerne der Epithelzellen sind mit großer Regelmäßigkeit über den Pillarzellen (siehe unten) lokalisiert oder mindestens in deren Nähe. Die Epithelzellen bilden häufig lange Zellausläufer, die sich überlappen und deren Zytoplasma sich

mäßig elektronendicht darstellt. An den Stellen, an denen die Epithelzellen aneinandergrenzen, können enge Zellverbindungen ausgebildet sein. Die freie Oberfläche der äußeren Epithelzellen ist nicht immer glatt, sondern sie kann kamm- oder faltenartige Oberflächenreliefs aufweisen. Zwischen den Epithelzellschichten können feine Spalten auftreten; diese werden besonders deutlich sichtbar, wenn Lymphozyten darin auftreten. Das Epithel sitzt der Basalmembran auf, die aus einer äußeren hellen Schicht und aus einer mittleren dichten, feinfibrösen Lage besteht. Ein dichtes inneres Band mit gröberen Fasern bildet enge Verbindungen zu den Pillarzellen.

4.2. Pillar- oder Stützzelle

Zwischen den Basalmembranen der oberen und unteren Seite liegen die Stütz- oder Pillarzellen, die mit ihren langen dünnen Ausläufern die Blutlakunen begrenzen. Die zylinderförmigen Pillarzellen bilden gleichzeitig eine Stütze zwischen den Oberflächenepithelien. Der große Zellkern der Pillarzelle kann sich rund darstellen, er kann tiefeingeschnitten oder bizarr gelappt sein und nimmt in der Regel einen Großteil des Zytoplasmas ein. Das reichlich vorhandene Chromatin verteilt sich entlang der Kernperipherie und in grössere zentral gelegen Chromatinschollen. Der deutliche, dichte Nukleolus liegt gewöhnlich etwas exzentrisch im Kernraum. Die Zellorganellen sind um den Kern konzentriert. Neben Mitochondrien sind rauhes und glattes endoplasmatisches Retikulum und Golgiapparate anzutreffen. Multivesikuläre Körper und freie Ribosomen kommen vor, ebenso wie lysosomale Strukturen mit myelinartig strukturierten Einschlüssen. Dichtes filamentöses Material kann gelegentlich im Zytoplasma um den Pillarzellkern und zwischen Pillarzellkern und darüberliegender Zellmembran beobachtet werden. Das Zytoplasma der Pillarzellen und Pillarzellausläufer ist elektronendurchlässig. Die Pillarzellausläufer enthalten nur wenige Zellorganellen. An den Stellen, an denen sich die Pillarzellausläufer treffen, sind enge Zellverbindungen ausgebildet, so daß es zu einer ausgeprägten Verzahnung der Zellen kommt.

4.3. Marginalkanal

Am distalen Ende einer jeden Sekundärlamelle ist der Marginalkanal ausgebildet. Dieser ist dadurch charakterisiert, daß er im Gegensatz zu den anderen Blutlakunen der Sekundärlamelle eine echte Endothelauskleidung aufweist. Dieses auskleidende Endothel ist charakterisiert durch einen flachen halbmondförmigen Kern, dessen Chromatin randständig konzentriert oder gleichmäßig über den Kernraum verteilt ist. Runde bis ovale stark osmiophile homogene Endotheleinschlüsse, die den Weibel-Palade-Bodies ähneln, werden hier regelmäßig beobachtet (vgl.Abb.25). Außerdem weist der Marginalkanal einen größeren Durchmesser auf als die vorgeschalteten Blutlakunen.

5. Einfluß einer 0,5%igen NaCl-Lösung auf die Kiemen der Goldorfe

Bei der Auswertung des Versuches mit an eine 0,5%-ige NaCl-Lösung adaptierten Goldorfen fiel besonders die Zunahme der Anzahl und der Größe der Chloridzellen, denen eine osmoregulatorische Funktion zugeschrieben wird, auf. Die Chloridzellen kommen bei den an die NaCl-Lösung adaptierten Goldorfen in großer Anzahl im interlamellaren Epithel vor. Ebenso treten die Chloridzellen vermehrt im Epithel der Sekundärlamellen auf. Auffallend ist das gegenüber im Süßwasser gehaltenen Fischen gehäufte Vorkommen der hellen Zellen, die zum Teil doppelt so groß sind und deutlich vermehrt an den Sekundärlamellen anzutreffen sind. Die hellen Zellen werden häufig neben den Chloridzellen liegend beobachtet. Auf das Doppelte erweitert waren nach einer Zeitdauer von 5 Stunden die Lymphspalten im Epithel der Primärlamellen. Eine deutliche Vermehrung der Chloridzellen und der hellen Zellen tritt dann 8 Stunden nach Verbringen ins Salzwasser auf. Aber nicht nur die Anzahl der Chloridzellen und der hellen Zellen hat sich vermehrt, auch das Volumen der Chloridzellen wie der hellen Zellen zeigt eine Zunahme. Bei den Goldorfen, die 48 Stunden der NaCl-Lösung ausgesetzt waren, zeigen sich Spalten im Epithel der Primärlamellen und auch zwischen den Epithelzellen der Sekundärlamellen. Diese Spalten sind mit einer elektronenlichten homogenen, teil-

weise auch granulierten Masse gefüllt, in der gelegentlich einige wenige Lymphozyten zu beobachten sind. Im Gegensatz zum Süßwasser sind die hellen Zellen sogar im distalen Abschnitt der Sekundärlamellen ausgebildet (vgl.Abb.24, 25). Die freien Oberflächen der Epithelzellen zeigen deutlich vermehrte mikrovilliartige Zellfortsätze. Bei den Kiemen der Fische, die 14 Tage der NaCl-Lösung ausgesetzt waren, erscheint die Oberfläche der Sekundärlamellen leicht "ausgefranst". Die Oberflächen der Epithelzellen wölben sich kamm- bis faltenartig vor und die hellen Zellen säumen auf beiden Seiten die Sekundärlamellen bis zur Spitze.

Bei Fischen, die länger als 29 Stunden der NaCl-Lösung ausgesetzt waren, können Verklebungen der Sekundärlamellen beobachtet werden. Diese Verklebungen sind immer nur zwischen zwei Sekundärlamellen festzustellen. Bereiche, in denen mehrere Lamellen miteinander verklebt sind, werden nicht beobachtet. Diese Verklebungen treten unabhängig vom gewählten Fixationsmittel auf. Hinweise, die für einen Entzündungsvorgang sprechen würden, liegen nicht vor. Entzündungszellen wurden nicht festgestellt. Bei diesen Verklebungen wird aber häufig beobachtet, daß Chloridzellen im Epithel der Sekundärlamellen in einem solchen Ausmaß an Umfang zugenommen haben, daß ein enger Kontakt mit Verklebung zwischen benachbarten Sekundärlamellen entsteht.

Bei der Untersuchung mit dem Elektronenmikroskop kann bei den Fischen, die länger als 8 Stunden der NaCl-Lösung ausgesetzt waren, die Ausbildung einer apikalen Höhle in den Chloridzellen festgestellt werden (vgl.Abb.12). Die apikale Höhle stellt sich als Einsenkung der freien Oberfläche dar. Die Tiefe der Einsenkung beträgt etwa ein Viertel der Chloridzelle. Sie ist an ihrer Oberfläche mit amorphem Material bedeckt und weist kamm- bis fingerförmige Zellausstülpungen auf. Der Großteil der Chloridzellen zeigt jedoch Vorwölbungen oder eine gerade Oberfläche mit zahlreichen kammartigen Zytoplasmaausstülpungen. In jedem Fall aber kann amorphes flockiges Material an ihrer Oberfläche haftend festgestellt werden.

Bei einem Großteil der Chloridzellen kommt es zu einer Vermehrung der Mitochondrien, wobei das Maximum bei den Chloridzellen der Fische erreicht zu sein scheint, die 48 Stunden im Versuch waren.

Bei den Goldorfen, die nach 14 Tagen aus der NaCl-Lösung entnommen wurden, kann bei der Verteilung der Zellorganellen kein bemerkenswerter Unterschied im Vergleich zu den 48 Stunden festgestellt werden. Die Mitochondrien sind sehr lang und schmal und ihre Cristae mitochondriales gut zu erkennen. Die Granula intramitochondralia können bis um das Zweifache ihrer ursprünglichen Anzahl vermehrt sein.

Ebenfalls sehr stark ausgeprägt ist bei den Fischen, die an die NaCl-Lösung adaptiert wurden, das glatte Tubulussystem der Chloridzellen. Reich verzweigt und anastomosierend füllt es den Platz zwischen den Mitochondrien aus. Die Tubuli stehen mit der basolateralen Zellwand in Verbindung und schließen sich eng an die Mitochondrien an. Am Übergang zum apikalen Teil der Zelle ist ein stark entwickeltes vesikotubuläres System ausgebildet. Die kurzen Tubuli sind elektronendichter als die Tubuli, die im übrigen Zytoplasma verstreut liegen. Neben sehr viel freien Ribosomen, die gleichmäßig über das Zytoplasma verteilt sind, kommt auch granuläres endoplasmatisches Retikulum vor. Dieses stellt sich häufig zisternenartig erweitert dar, mit elektronenlichtem Inhalt. Die kurzen unverzweigten parallelen Membranen sind dicht mit Ribosomen besetzt. Membrangebundene Strukturen, wahrscheinlich Lysosomen, mit teilweise elektronenlichtem bis mäßig elektronendichtem Inhalt und unregelmäßiger Begrenzung liegen vor.

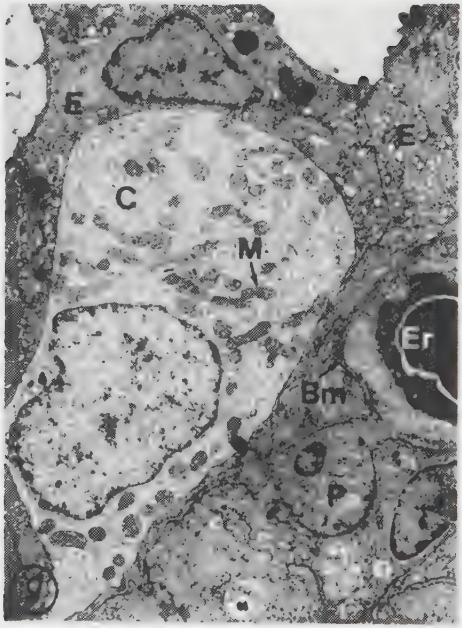
Die "hellen Zellen" weisen einen unterschiedlichen Gehalt an Mitochondrien auf. Die Mitochondrien der "hellen Zellen" stellen sich unterschiedlich deutlich dar. Im Vergleich zu den Chloridzellen weisen die "hellen Zellen" wenig endoplasmatisches Retikulum auf. Wie bei den Kontrollfischen sind auch bei den "hellen Zellen" der Kiemen der Goldorfen, die dem NaCl-Versuch ausgesetzt waren, die charakteristischen Strukturen der Annulatae lamellae ausgebildet, und zahlreiche Ribosomen sind im Zytoplasma verteilt. Der Zellkern liegt in der Mitte der Zelle oder ist am Rand der Zelle lokalisiert. Das reichlich vorhandene Chromatin ist randständig konzentriert, mit einigen Chromatinschollen in der Mitte des Kernraums.

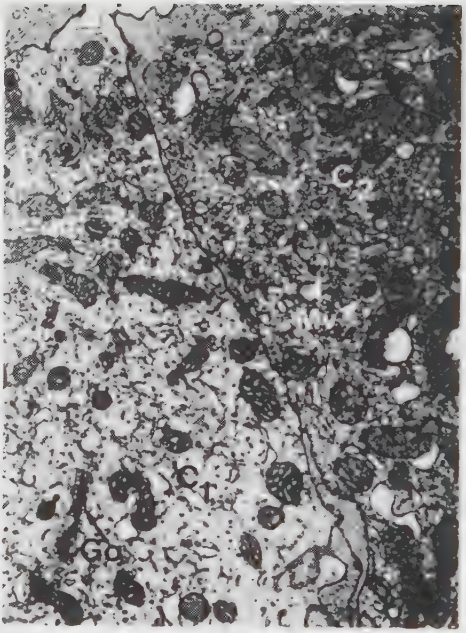
In der Verteilung und Zahl der Schleimzellen kann kein bedeutender Unterschied zu den Kontrollfischen festgestellt werden. Auch bei den Goldorfen, die an die 0,5%-ige NaCl-Lösung angepasst wurden, werden keine Schleimzellen im Epithel der Sekundärlamellen angetroffen.

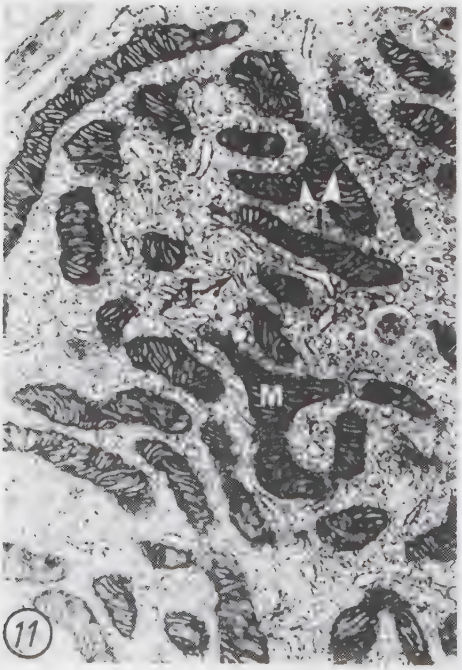
Auch in der Morphologie, Anzahl und Verteilung der Stäbchenzellen in den Kiemen der Goldorfen aus dem NaCl-Versuch wurden keine nachweisbaren Veränderungen im Vergleich zu den Kontrollfischen beobachtet. In einem einzigen Fall konnte bei einer Goldorfe, die 5 Stunden in der NaCl-Lösung verbracht hatte, eine Stäbchenzelle in der äußeren Epithelschicht der Sekundärlamelle festgestellt werden. "Osmiophile Zellen" werden gleichfalls im Epithel der Primärlamellen vorgefunden. "Mastzellen" dagegen werden im Epithel der Primärlamellen der Kiemen von Goldorfen aus dem NaCl-Versuch im Gegensatz zu den Süßwasserfischen nicht festgestellt.

6. Einfluß der Wassertemperatur

Bei der licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchung der Kiemen von Goldorfen, die über neun Monate bei 20°C gehalten wurden, können keine erkennbaren Veränderungen im Vergleich zu den Kiemen der Kontrollfische festgestellt werden.


Б
Б
C
M
Er
Bm
P


C
Mi
Ct
Go


M
11

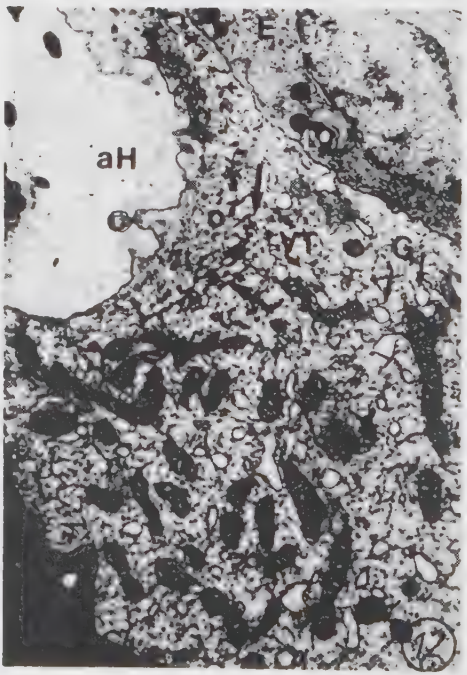
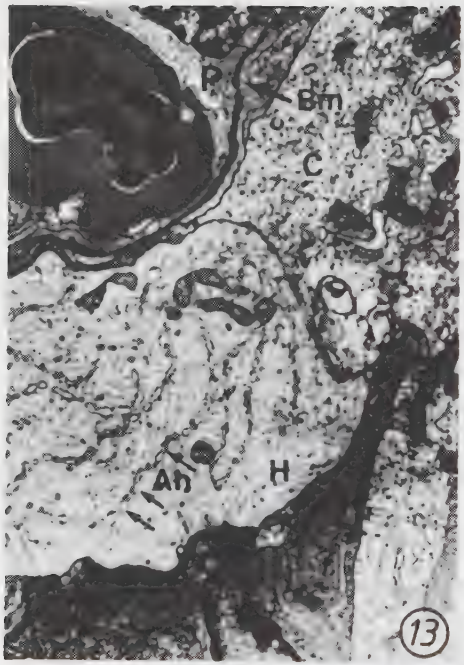

aH
E
D
VT
G
12

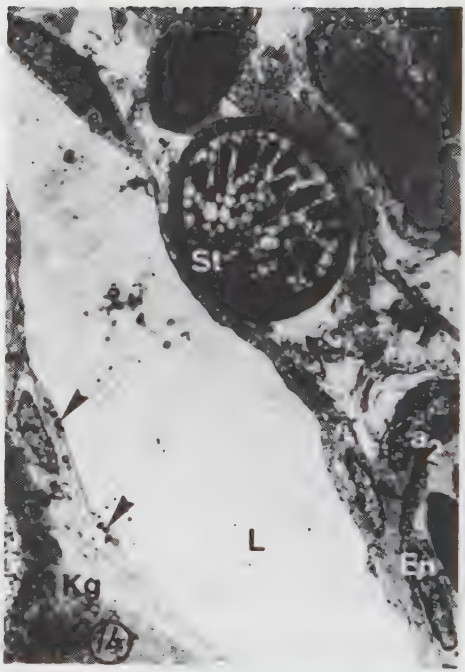
Abb.9: Ausschnitt aus dem interlamellaren Epithel einer Primärlamelle mit Anfangsabschnitt einer Sekundärlamelle.
E = Epithelzelle; C = helle Chloridzelle; M = Mitochondrien; Bm = Basalmembran; P = Pillarzelle; Er = Erythrozyt in Blutlakune;
Verg. 2000 x

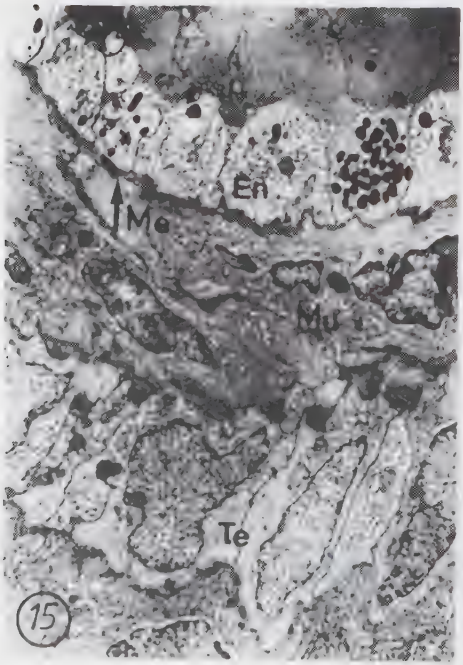
Abb.10: Ausschnitt aus einer hellen (C_1) und dunklen (C_2) Chloridzelle mit verzweigtem Tubulusnetz und zahlreichen Mitochondrien. Zytoplasmaausstülpungen und amorphes Material an der freien Oberfläche.
Mv = multivesikuläre Körper; Go = Golgiapparat;
Vergr. 6000 x

Abb.11: Ausschnitt aus dem Zytoplasma einer Chloridzelle.
Goldorfe 48 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
M = Mitochondrien; I = Granula intramitochondralia;
T = verzweigte Tubuli;
Vergr. 9000 x

Abb.12: Ultrastruktur einer Chloridzelle mit apikaler Höhle (aH) neben Epithelzelle (E).
Goldorfe 8 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
VT = vesikotubuläres System; G = granuläres endoplasmatisches Retikulum; L = Lysosom;
Vergr. 6000 x


P
Bm
C
An
H
13


St
L
Kg
En
14


En
Me
Mu
Te
15

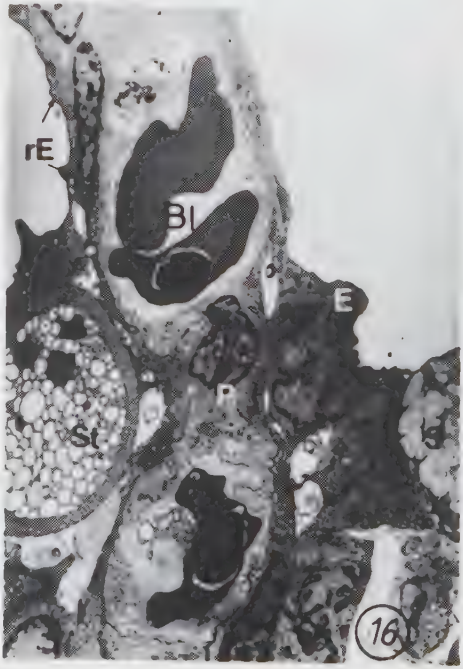

rE
Bl
E
P
St
16

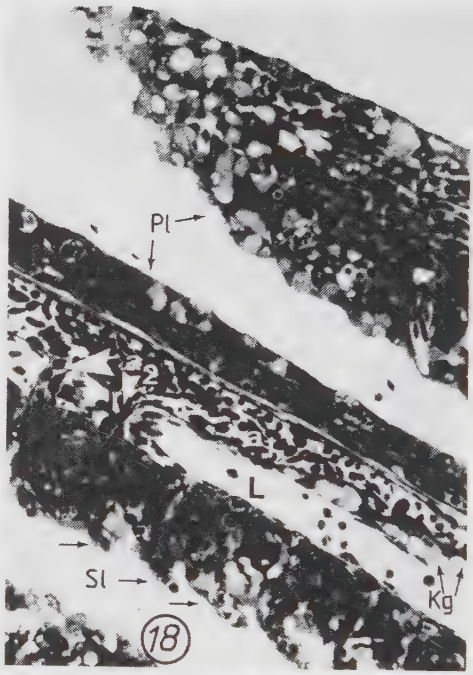
Abb.13: Ultrastruktur einer "hellen Zelle" (H) und angrenzender Chloridzellen im interlamellaren Epithel einer Primärlamelle; links oben abgehende Sekundärlamelle mit Blutlakune und Pillarzelle (P).
Goldorfe 8 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
Ann = Annulatae lamellae; Bm = Basalmembran; C = Chloridzelle;
Vergr. 5000 x

Abb.14: Ausschnitt aus einer Primärlamelle mit großem Lymphgefäß (L).
Goldorfe (Warmwasserhaltung);
Kg = Kiemengräte; St = Stäbchenzelle; a_2 = Kiemenfaltenarteriole; En = Endothelzelle; (▲) osmiophile Einschlüsse in Endothelien;
Vergr. 2000 x

Abb.15: Querschnitt durch eine Kiemenblattarterie.
En = Endothelzelle mit osmiophilen Einschlüssen (Weibel-Palade-bodies); Me = Membrana elastica interna;
Mu = glatte Muskelzelle; Te = Tunica externa;
Vergr. 3800 x

Abb.16: Ausschnitt aus dem Epithel einer Primärlamelle mit abgehender Sekundärlamelle.
Goldorfe 48 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
St = Stäbchenzelle; P = Pillarzelle mit gelapptem Zellkern; S = Schleimzelle; C = Chloridzelle; E = Epithelzelle; Bl = Blutlakune; rE = respiratorische Epithelzelle;
Vergr. 2000 x

a1
a2
17


Pl
L
Sl
Kg
18

L
a2
a1
S
19

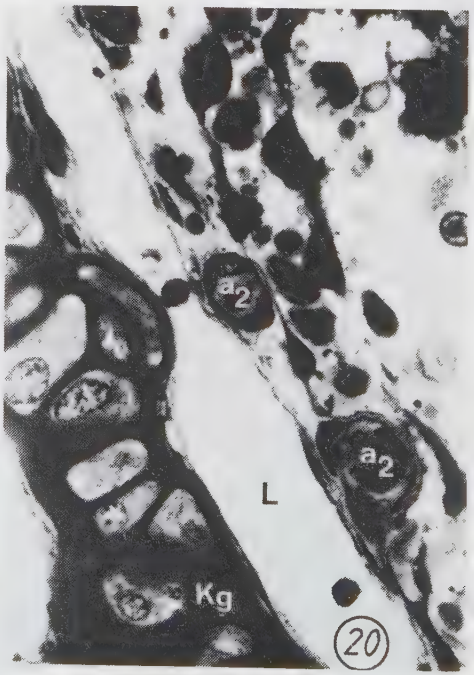
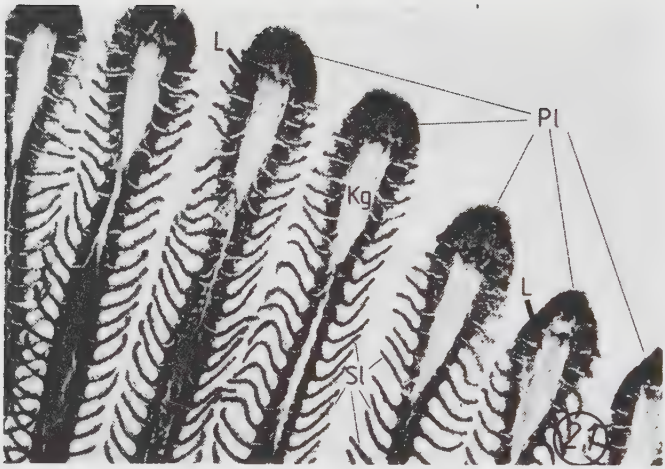

a2
a2
L
Kg
20

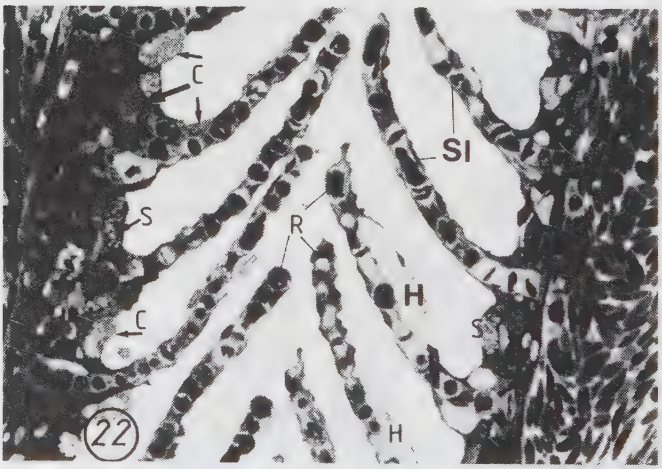
Abb.17: Längsschnitt durch eine Kiemenblattarterie (a_1) und abzweigende Kiemenfaltenarteriolen (a_2);
Goldorfe 48 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
Schnittebene Y; Semidünnschnitt; Toluidinblau-Safraninrot;
Vergr. 600 x

Abb.18: Primärlamellen in Schnittebene Y. Obere Hälfte der mittleren Primärlamelle tangential getroffen.
Kg = Kiemengräte; L = Lymphgefäß; Sl = Sekundärlamellen;
Pl = Primärlamellen; a_1 = afferente Kiemenblattarterie;
a_2 = Kiemenfaltenarteriolen;
Semidünnschnitt; Toluidinblau-Safraninrot;
Vergr. 300 x

Abb.19: Kiemenblattarterie (a_1) mit abzweigender Kiemenfaltenarteriole (a_2).
Goldorfe 14 Tage in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
L = Lymphgefäß; S = Schleimzelle;
Semidünnschnitt; Toluidinblau-Safraninrot;
Vergr. 600 x

Abb.20: Lymphgefäß (L) parallel zur Kiemengräte (Kg).
a_2 = Kiemenfaltenarteriolen;
Semidünnschnitt; Toluidinblau-Safraninrot;
Vergr. 1200 x


L
Pl
Kg
L
Sl


C
Sl
S
R
H
C
S
H
22

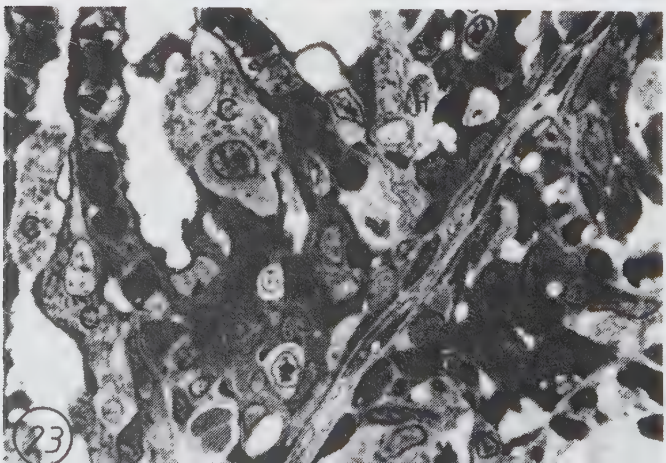
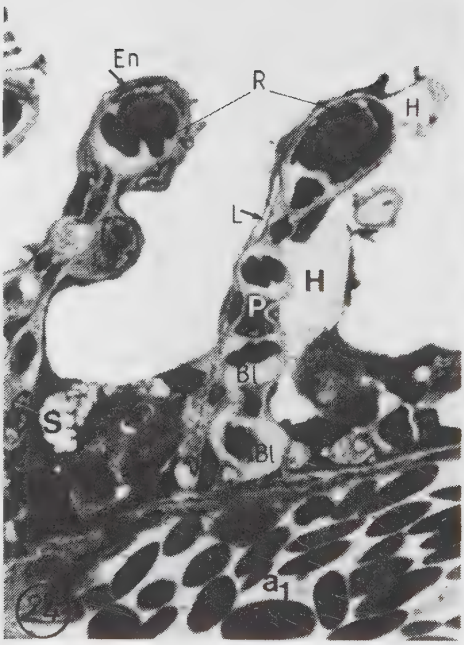
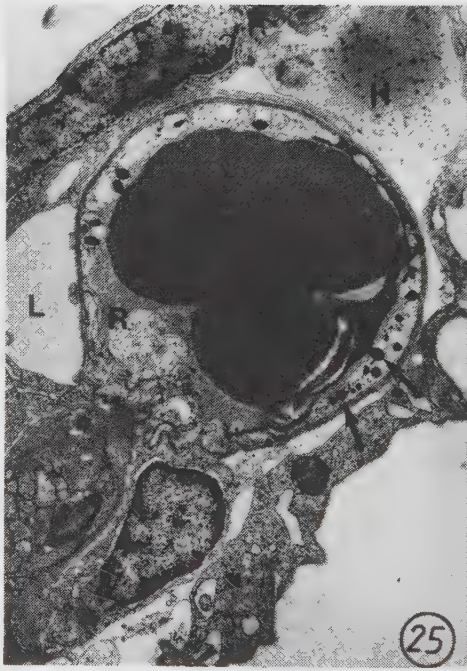

H
23

Abb.21: Übersicht über die Anordnung der Primärlamellen (Pl) und Sekundärlamellen (Sl).
Goldorfe 14 Tage in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
Kg = Kiemengräte; L = Lymphgefäße;
Schnittebene Y; Formalin fixiert; H.-E.-Färbung;
Vergr. 75 x

Abb.22: Zwei parallele Primärlamellen mit abzweigenden Sekundärlamellen (Sl).
Goldorfe 8 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
R = Randkanal; C = Chloridzelle; S = Schleimzelle;
H = "helle Zelle";
Schnittebene Y; Semidünnschnitt; Toluidinblau-Safraninrot;
Vergr. 480 x

Abb.23: Ausschnitt aus einer Primärlamelle mit verklebten Sekundärlamellen.
Goldorfe 29 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
C = Chloridzellen; H = "helle Zelle";
Semidünnschnitt; Toluidinblau-Safraninrot;
Vergr. 1200 x


En
R
H
L
H
Pc
Bl
S
Bl
a_1
24


H
L
R
25

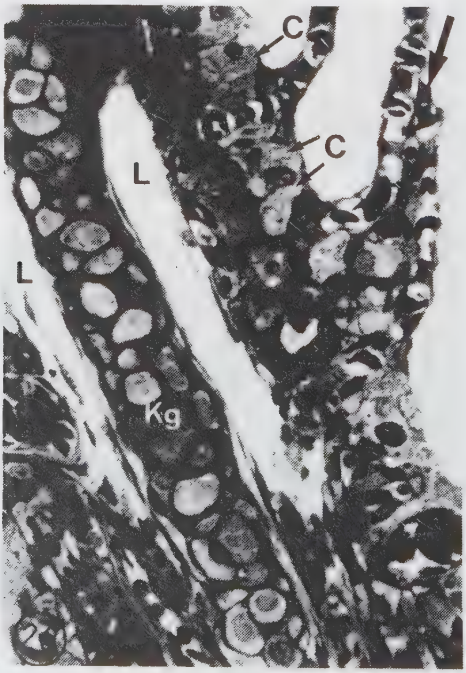

C
C
L
L
Kg
26

Abb.24: Primärlamelle mit Kiemenblattarterie (a_1) und abgehenden Sekundärlamellen.
Goldorfe 8 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
H = "helle Zelle"; L = Lymphspalt; R = Randkanal mit Endothelauskleidung (En); Bl = Blutlakunen; S = Schleimzelle; P = Pillarzelle;
Schnittebene Y; Semidünnschnitt; Toluidinblau-Safraninrot;
Vergr. 1200 x

Abb.25: Ultrastruktur des Randkanales einer Sekundärlamelle.
Goldorfe 29 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
R = Randkanal mit Erythrozyt; H = "helle Zelle";
L = Lymphspalt; (↑) osmiophile Einschlüsse (Weibel-Palade-bodies) in der Endothelauskleidung des Randkanales;
Vergr. 4500 x

Abb.26: Ausschnitt aus einer Primärlamelle mit verklebten Sekundärlamellen (⟶)
Goldorfe 29 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
C = Chloridzellen; Kg = Kiemengräte; L = Lymphgefäße;
Semidünnschnitt; Toluidinblau-Safraninrot;
Vergr. 600 x

B. Die Morphologie der Pseudobranchie

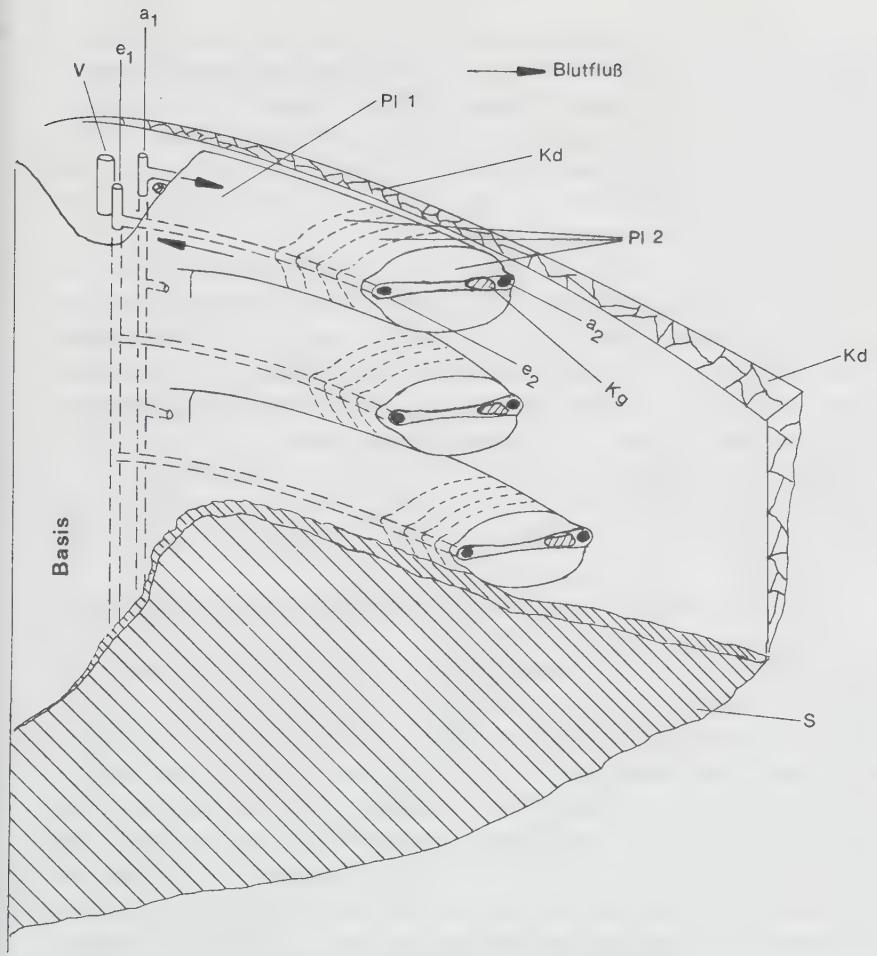
1. Grundstruktur

Die Pseudobranchie der Goldorfe liegt an der Basis der Innenseite des Kiemendeckels, wobei ihre Basis in Richtung Mundhöhle zeigt (vgl.Abb.2). Das etwa reiskorngroße blutreiche Gebilde zeigt makroskopisch einen läppchenartigen Bau und ähnelt in seiner Gestalt nahezu einem Halbkreis. Der basale Bereich ist annähernd gerade ausgebildet, der distale dagegen ist unregelmäßig konturiert. Eine mehrere Zellschichten umfassende Schleimhaut überzieht die Pseudobranchie auf der der Kiemenhöhle zugewandten (branchialen) Seite vollkommen (vgl.Abb.27, 28). Zahlreiche Schleimzellen, einige wenige "Mastzellen" und Rodletzellen mit ihren besonders bei Toluidinblau-Safraninrotlösung deutlich hervortretenden Stäbchen sind in den Schleimhautüberzug eingestreut. Von der darunterliegenden Pseudobranchie trennt eine Basalmembran die bedeckende Schleimhaut.

Lichtoptisch gleicht die Grundstruktur der Pseudobranchie insgesamt einer Kieme. Aber im Gegensatz zu den Kiemen hat die Pseudobranchie der Goldorfe keinen direkten Kontakt mit dem äußeren Milieu, dem durch die Kiemenhöhle fließenden Wasser.

Ein Kiemenbogenskelett oder ein Kiemenbogenäquivalent fehlt. Als Ersatz hierfür bildet eine dicke Bindegewebslage die Basis. Von dieser Basis ziehen Faserbündel aus kollagenen und retikulären Fasern zwischen die primären Pseudobranchiallamellen und verbinden sie miteinander, so daß eine freie Beweglichkeit nicht mehr gegeben ist. Von diesen Faserzügen zweigen feine retikuläre Fasern ab und verbinden die einzelnen sekundären Pseudobranchiallamellen miteinander.

Umfangreiches Fettgewebe an der Basis bildet ein Schutzpolster für die zu- und abführenden Blutgefäße und Nerven. Markscheidenhaltige Nerven verschiedenen Kalibers ziehen an die Basis der Pseudobranchie bis dicht an die primären Pseudobranchiallamellen. Markscheidenhaltige Nerven zwischen den primären Pseudobranchiallamellen oder zwischen den sekundären Pseudobranchiallamellen wurden nicht festgestellt.



Kd = Kiemendeckel; Kg = Knorpelgräte; Pl_1 = primäre Pseudobranchiallamelle; Pl_2 = sekundäre Pseudobranchiallamelle; a_1 = afferente Primärarterie; a_2 = afferente Sekundärarterie; e_1 = efferente Primärarterie; e_2 = efferente Sekundärarterie; V = Pseudovene; S = Schleimhaut.

Abb.27: Schematische Darstellung der Pseudobranchie der Goldorfe in situ; Schleimhaut auf der branchialen Seite teilweise abpräpariert, (in Anlehnung an MATTEY et al., 1980).

Auch zahlreiche kleine Arterien und Venen kommen an der Basis der Pseudobranchie vor und sind von Fettgewebe und Bindegewebsfasern flankiert. Vereinzelt liegen in dem lockeren Maschenwerk zwischen den Gefäßen Rodletzellen, die sich ähnlich wie in den Kiemen unterschiedlich darstellen.

2. Primäre Pseudobranchiallamellen

Wie in den Kiemen setzt sich die Pseudobranchie aus Primärlamellen zusammen. Diese werden von einer feinen Knorpelgräte gestützt, die aus großen hellen, unregelmäßigen Chondrozyten besteht, die von Perichondrium umschlossen werden (vgl.Abb.29). Von den primären Pseudobranchiallamellen zweigen alternierend die sekundären Pseudobranchiallamellen ab.

3. Gefäßversorgung

Auf der operkularen Seite, der dem Kiemendeckel zugewandten Seite, bringt die afferente Sekundärarterie, die aus der primären Pseudobranchialarterie hervorgeht, das bereits in den Kiemen mit Sauerstoff angereicherte Blut zu den sekundären Pseudobranchiallamellen. Dort ergießt sich das Blut in ein Lakunensystem, das jenem in den Sekundärlamellen der Kiemen sehr ähnlich ist. Auf der gegenüberliegenden Seite der sekundären Pseudobranchiallamellen wird das Blut in der efferenten Sekundärarterie gesammelt und in die efferente Primärarterie der Pseudobranchie weitergeleitet. Die Primärarterien unterscheiden sich deutlich durch ihren mächtigen dreischichtigen Wandaufbau von der sie begleitenden Pseudobranchialvene. Ebenso wie in den Endothelzellen der Intima der Primärarterien weisen die Endothelzellen osmiophile längliche oder runde Endotheleinschlüsse auf, wie sie bei den Kiemenarterien beschrieben worden sind.

Der Wand der afferenten Sekundärarterie liegt der sie begleitende, der Kiemengräte analoge Knorpelstab sehr eng an. Der sich zur Spitze der primären Pseudobranchiallamelle verjüngende Knorpelstab reicht bis kurz vor das distale Ende der primären Pseudobranchiallamelle.

Neben den bisher beschriebenen Blutgefäßen kommen in der bindegewebigen Achse der primären Pseudobranchiallamelle auch zahlreiche kleinere Venen und Lymphgefäße vor. Sie sind charakterisiert durch ihr zartes Endothel mit langgestreckten Endothelzellen. Ihr Gefäßinhalt zeigt deutliche Unterschiede. Während die Venen überwiegend mit Erythrozyten und einzelnen Leukozyten gefüllt sind, führen die Lymphgefäße nur vereinzelt Blutzellen, die stets als Lymphozyten anzusprechen sind. Daneben treten auch, durch ihren dreischichtigen Wandaufbau charakterisiert, Arteriolen auf.

4. Sekundäre Pseudobranchiallamellen

Der Hauptteil der Pseudobranchie wird von einem System aus miteinander kommunizierenden Blutlakunen gebildet, die von Pseudobranchialepithelzellen flankiert werden.

4.1. Pillarzellen und Blutlakunen

Bei einem Längsschnitt durch die Pseudobranchie erkennt man lichtmikroskopisch eine gleichmäßige perlschnurartige Aneinanderreihung von Stützzellen (Pillarzellen) und Blutlakunen. Die Blutlakunen sind stets prall gefüllt mit Erythrozyten und Leukozyten. Bei der Betrachtung mit dem Elektronenmikroskop wird deutlich, daß die Blutlakunen von den Zellausläufern der Pillarzellen begrenzt werden.

Der oft bizarr gelappte Kern der Pillarzelle liegt regelmäßig in der Mitte der Zelle. Die zarten Pillarzellausläufer enthalten nur wenige Mitochondrien; die Zellorganellen sind hauptsächlich um den Kern der Pillarzelle lokalisiert. An den Stellen, an denen sich die Pillarzellausläufer treffen, sind enge Interdigitationen ausgebildet. Im Gegensatz zur Anordnung im Epithel der Sekundärlamellen der Kiemen liegen Epithelzellkern und Pillarzellkern nicht übereinander, sondern sind unregelmäßig angeordnet. Ein Randkanal, wie er von den Sekundärlamellen der Kieme her bekannt ist, ist in den sekundären Pseudobranchiallamellen nicht ausgebildet. Damit fehlen auch die spezifischen Endothelien mit ihren Einschlüssen.

Auf die Pillarzellausläufer folgt eine deutliche Basalmembran. Einem hellen inneren Band folgt eine mittlere, elektronendichte, fein fibröse Lage. Zwischen dieser und der Epithelzellschicht liegt ein äußeres helles Band.

4.2. Pseudobranchialepithelzellen

Den Blutlakunen und der Basalmembran schließt sich eine Epithelzellschicht aus großen Zellen an. An den Zellen sind lichtmikroskopisch im allgemeinen deutlich zwei Hälften zu unterscheiden. Die basale Hälfte, am Gefäßpol der Zelle, die sich dicht an die Blutlakunen anschließt, erscheint dunkel und ist dicht mit kleinen Granula gefüllt. Die oberflächliche Hälfte ist heller und ist fast immer frei von den Granula. Der große runde helle Kern liegt entweder in der hellen Zone oder am Übergang von der helleren zur dunkleren Zone. Diese Epithelzellen sind flach kubisch bis leicht zylindrisch. In der Regel ist ihre Basis länger als der Querschnitt einer Blutlakune.

Elektronenoptisch sind die Pseudobranchialzellen charakterisiert durch die große Anzahl von Mitochondrien und durch die ausgedehnten Tubulussysteme. Die in der Lichtmikroskopie als eosinophile dunkle Granula erkennbaren Zellorganellen offenbaren sich im ELMI als dichte Mitochondrienanhäufung. Die länglichen Mitochondrien mit ihren deutlich quer verlaufenden Cristae mitochondriales richten sich regelmäßig entlang einer Längsachse in Richtung des Gefäßpols der Zelle aus. Einige Granula intramitochondralia sind in der Matrix der Mitochondrien erkennbar.

Um die Mitochondrien herum und über das ganze Zytoplasma der Zelle verteilt ist ein sehr gut und sehr zahlreich ausgebildetes glattes endoplasmatisches Retikulum. Wenige kurze, unverzweigte, mit Ribosomen besetzte Lamellen des granulären endoplasmatischen Retikulums sind anzutreffen. Das endoplasmatische Retikulum liegt in verschiedenen Formen vor, reich verzweigt oder als paralleles Tubulussystem, wobei letzteres deutlich überwiegt. Vor allem am Gefäßpol der Zelle ist ein ausgeprägtes paralleles Tubulussystem ausgebildet, das mit der basolateralen Zellwand in offener Verbindung steht. An der Basis liegen alle Tubuli über eine kurze

Strecke streng parallel nebeneinander und zweigen sich anschliessend auf. Etwa in der Mitte der Zelle ordnen sich ganze Areale von Tubuli wieder parallel zueinander an. Sie schieben sich zwischen die Mitochondrien oder legen sich in mehreren Lagen halbkreisförmig über sie. Die Tubuli durchziehen die Zelle in alle Richtungen, folglich werden sie beim Schnitt quer, längs oder tangential getroffen. Es ergibt sich daraus das für die Epithelzellen der Pseudobranchie charakteristische Bild wirr durcheinander laufender Tubuli. Sie unterscheidet sich damit deutlich von den Epithel- und Chloridzellen der Kiemen. Der dem Gefäßpol gegenüberliegende Teil ist im allgemeinen frei von Mitochondrien und den ausgeprägten Tubuli. Eine apikale Höhle ist nicht ausgebildet.

Der große runde Zellkern der Pseudobranchialzellen verfügt über wenig Chromatin. Dieses ist deutlich in Form dichter, granulärer, unregelmäßig begrenzter Bereiche in der Peripherie des Kerns und um den Nucleolus angeordnet. Vereinzelt kommen einige wenige Chromatinschollen im Kernraum vor. Häufig ist in Kernnähe eine unterschiedlich große, oft fast zellkerngroße, meist runde Vakuole anzutreffen (vgl.Abb.34). Ihr Inhalt färbt sich weder mit der PAS-Reaktion noch bei Methylenblau- oder Azan- oder H.E.-Färbung an. Auch bei der Toluidinblau-Safraninrotfärbung stellt sie sich hell und homogen dar. Elektronenoptisch ist diese Vakuole durch ihren elektronenlichten Inhalt charakterisiert. Sie wird von einer feinen, mäßig elektronendichten Membran umgeben. Der Inhalt erscheint flockig bis fadenförmig. Ribosomenähnliche, osmiophile bis mäßig elektronendichte runde Körnchen sind in Gruppen aneinandergelagert und gleichmäßig über die Vakuole verteilt. Diese Vakuole tritt sowohl bei Fixierung mit 5%-iger Formalinlösung, mit Bouin'scher Lösung, als auch bei der Fixierung mit 6,25%-igem Glutaraldehyd auf.

Die schon lichtmikroskopisch am Semidünnschnitt und Färbung mit Toluidinblau-Safraninrot unterscheidbaren, sich heller und dunkler darstellenden Pseudobranchialzellen sind auch bei der elektronenmikroskopischen Betrachtung aufgrund der unterschiedlichen Elektronendichte ihres Zytoplasmas voneinander abzugrenzen. Erkennbare Unterschiede in der Anzahl und in der Verteilung der Zellorganellen sind nicht festzustellen.

Zwischen den benachbarten sekundären Pseudobranchiallamellen erkennt man lange spindelförmige Bindegewebszellen und feine Fasern, die sich bei der Versilberung nach Gomori deutlich argyrophil darstellen. Elektronenmikroskopisch stellen sich diese Fibrozyten mit langen dünnen Zytoplasmafortsätzen dar, die sich über mehrere Epithelzellen erstrecken. Ihr Kern ist langgestreckt und chromatinreich, wobei das Chromatin randständig und im Kernraum verteilt liegt.

"Mastzellen", wie sie in den Kiemen vorkommen, wurden bei der Pseudobranchie im Schleimhautüberzug festgestellt, nicht jedoch im Organ selbst. "Osmiophile Zellen" konnten im Bereich der Pseudobranchie nicht beobachtet werden.

5. Einfluß einer 0,5%-igen NaCl-Lösung auf die Pseudobranchie

Bei den Pseudobranchialepithelzellen kann nach 5 Stunden eine deutliche Zunahme des Tubulussystems festgestellt werden. Daneben sind aber auch Zellen zu beobachten, deren Mitochondrien sich deutlich heller darstellen und vergrößert erscheinen. Die Cristae mitochondriales sind abgeknickt und die Matrix ist elektronenlicht. Die äußere wie auch die innere Mitochondrienmembran sind eingeknickt.

Wesentlich stärker ausgeprägt sind diese Veränderungen bei den Pseudobranchialepithelzellen, die nach acht Stunden untersucht wurden. Die Mitochondrien sind sehr hell und geschwollen und zum Teil aufgebrochen. Membrangebundene Vakuolen und Membranaufrollungen in der Mitochondrienmatrix können beobachtet werden. Die Cristae mitochondriales nehmen eine runde Gestalt an, erscheinen abgeknickt und abgebrochen. Zum Teil liegen sie wirr in der Mitochondrienmatrix verteilt. Einige Mitochondrien einer Zelle zeigen tiefe Einkerbungen und scheinen auseinanderzubrechen.

Das Tubulussystem stellt sich unverändert dar. In einigen Bereichen in den veränderten Zellen jedoch werden dünne feine Tubuli, die sich mäßig elektronendicht darstellen, beobachtet, als würden sie in amorphes Material im Zytoplasma einsprießen. Diese aufgelockerten Gebiete mit amorphem elektronenlichten bis mäßig elektronendichten Material entsprechen in Form und Größe etwa Mitochondrien.

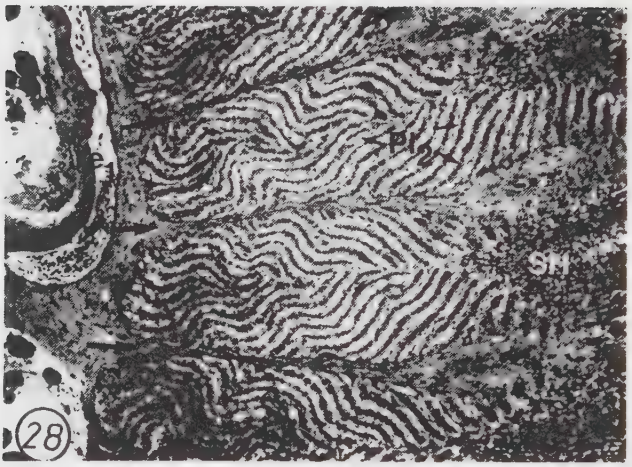
Diese ausgeprägten Veränderungen, die bei sehr vielen Pseudobranchialepithelzellen zu beobachten sind, treten bei Fischen, die nach 29 Stunden und später entnommen wurden, nicht mehr oder nur in einem relativ spärlichen Umfang auf. Bei den Pseudobranchialzellen der Goldorfen, die 14 Tage der NaCl-Lösung ausgesetzt waren, ist bei einem Großteil des Tubulussystems eine vermehrte Anzahl der Mitochondrien und Granula intramitochondralia zu beobachten. Es entsteht bei einigen Zellen der Eindruck, als bestünden sie nur aus Tubuli, Mitochondrien und dem Zellkern. Die Zellmembran am Gefäßpol der Zelle ist gefüllt von Tubuli, die entweder senkrecht in Reihe stehen oder sich parallel anlagern und mit der Zellmembran in offener Verbindung stehen. Im gesamten Zytoplasma liegen die Tubuli in mehreren Lagen übereinander. In einzelnen Fällen werden bis zu 16 parallele übereinanderliegende Tubuli gezählt, zwischen die Mitochondrien eingestreut sind. Die Mitochondrien erscheinen in allen drei Richtungen von den Tubuli umsäumt.

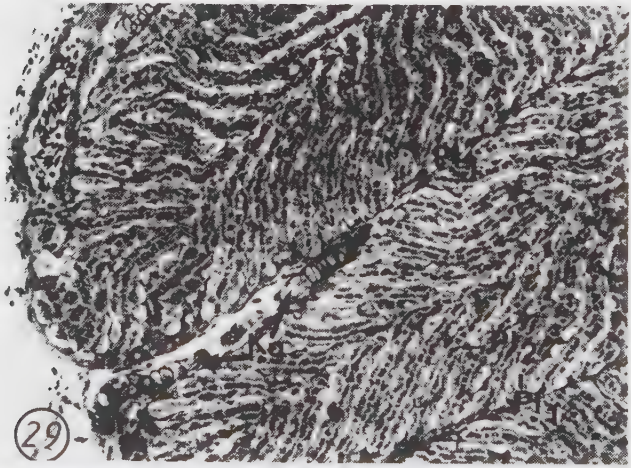
Keine Veränderungen sind in der Ausbildung der fast zellkerngroßen Vakuolen zu beobachten. Sie ist nicht in allen Zellen anzutreffen. Ihr Inhalt verhält sich identisch zu dem der Vakuolen der Pseudobranchialepithelzellen von im Süßwasser gehaltenen Fischen.

Veränderungen in der Ausbildung der Schleimzellen des Epithelüberzugs werden nicht beobachtet. Sie kommen in gleicher Zahl und Gestalt wie bei den Pseudobranchien der im Süßwasser gehälterten Fischen vor. Auch werden keine Veränderungen in Morphologie und Lokalisation der Stäbchenzellen und der "Mastzellen" festgestellt. "Osmiophile Zellen" wurden ebenfalls nicht beobachtet.

6. Einfluß der Wassertemperatur

Bei der Untersuchung der Pseudobranchien der Goldorfen, die mehr als 9 Monate in Wasser von 20°C lebten, konnten keine Unterschiede in der Morphologie der Pseudobranchien festgestellt werden.


P
Pl2
SM
28


Pl1
29

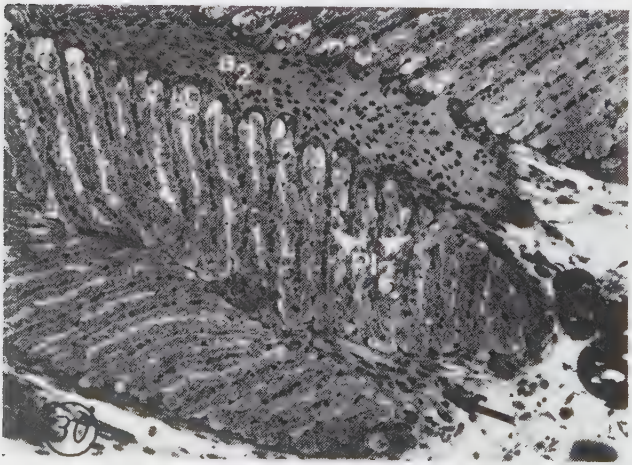
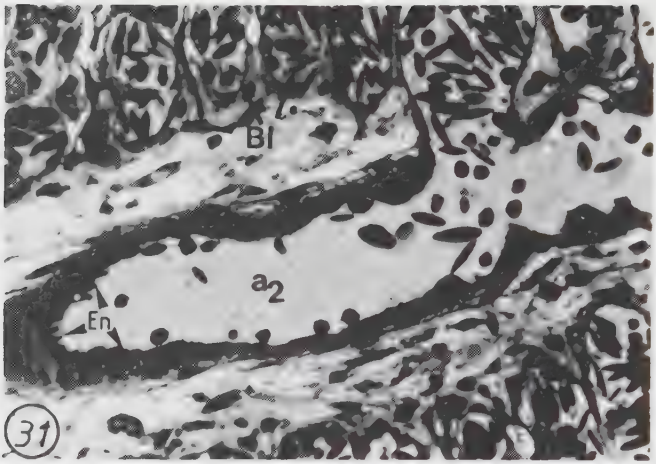
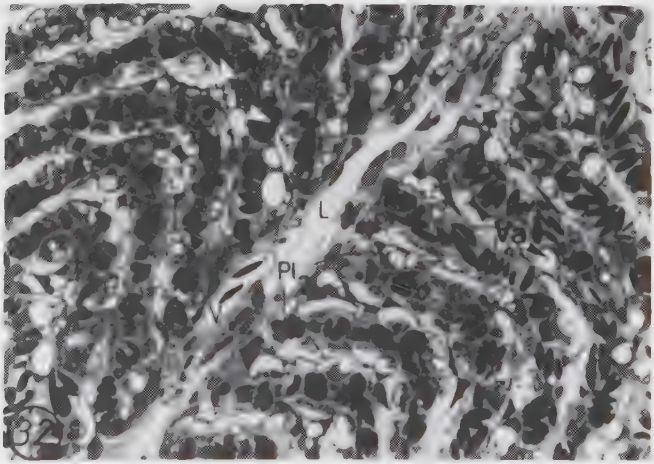

B2
Pl2
30

Abb.28: Ausschnitt aus einer Pseudobranchie der Goldorfe.
Sh = Schleimhautüberzug; e_1 = efferente Primärarterie an der Basis; Pl_2 = sekundäre Pseudobranchiallamellen; (↑) bindegewebige Achse der primären Pseudobranchiallamellen;
Semidünnschnitt; Toluidinblau-Saraninrot;
Vergr. 96 x

Abb.29: Ausschnitt aus einer Pseudobranchie der Goldorfe.
a_2 = afferente Sekundärarterie; Kg = Kiemengräte;
Pl_1 = Achse der primären Pseudobranchiallamellen;
Pl_2 = sekundäre Pseudobranchiallamellen;
Semidünnschnitt; Toluidinblau-Safraninrot;
Vergr. 189 x

Abb.30: Ausschnitt aus einer Pseudobranchie der Goldorfe.
Sekundärarterie (a_2) in der Achse einer primären Pseudobranchiallamelle;
(→) Kontaktstelle von zwei primären Pseudobranchiallamellen mit dazwischen gelagertem Bindegewebe;
Pl_2 = sekundäre Pseudobranchiallamellen;
Semidünnschnitt; Toluidinblau-Safraninrot;
Vergr. 189 x


Bl
a2
En
31


L
Pl
32

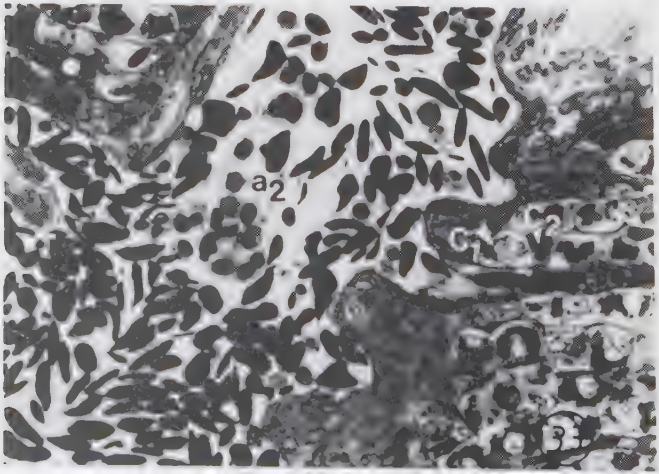
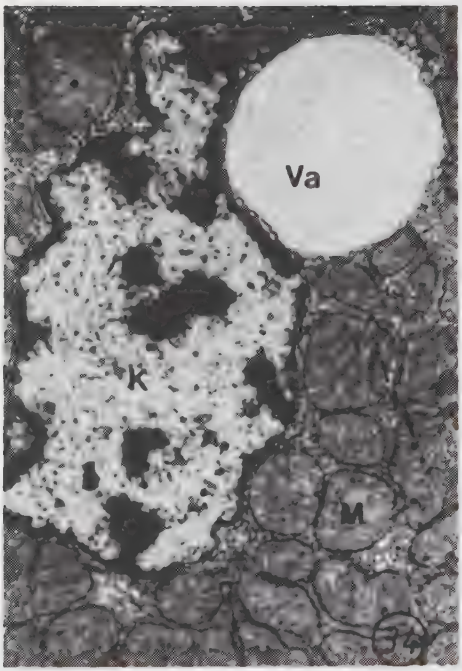

a2

Abb.31: Ausschnitt aus einer Pseudobranchie der Goldorfe.
Goldorfe 8 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
a_2 = Sekundärarterie; En = Endothelzellen; Bl = Blutlakunen der sekundären Pseudobranchiallamellen;
Semidünnschnitt; Toluidinblau-Safraninrot;
Vergr. 480 x

Abb.32: Ausschnitt aus einer Pseudobranchie der Goldorfe.
Bindegewebige Achse einer primären Pseudobranchiallamelle mit Vene (V) und Lymphgefäß (L).
Pl_2 = sekundäre Pseudobranchiallamellen mit Blutlakunen (Bl); Vakuolen (Va) in den Pseudobranchialepithelzellen;
Semidünnschnitt; Toluidinblau-Safraninrot;
Vergr. 480 x

Abb.33: Ausschnitt aus einer Pseudobranchie der Goldorfe.
Sekundärarterie (a_2) in der Achse einer primären Pseudobranchiallamelle;
C_1 = helle Pseudobranchialepithelzelle; C_2 = dunkle Pseudobranchialepithelzelle;
Semidünnschnitt; Toluidinblau-Safraninrot;
Vergr. 600 x


Va
K
M

M

L

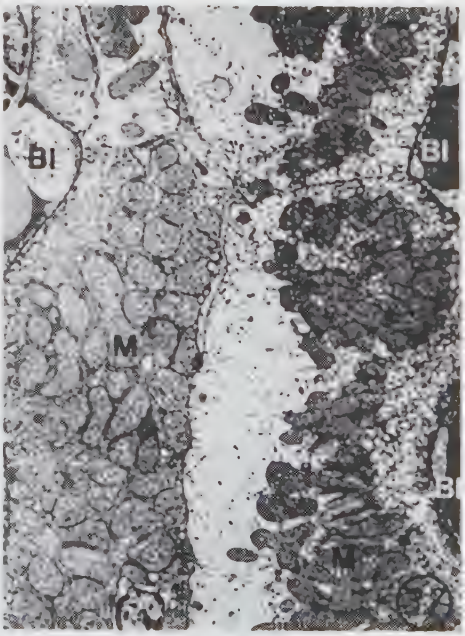

Bl
Bl
M
Bl
M

Abb.34: Ultrastruktur einer Pseudobranchialepithelzelle.
Goldorfe 8 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
K = Zellkern; Va = Vakuole; M = Mitochondrien;
I = Granula intramitochondralia; T = paralleles Tubulussystem;
Vergr. 9000 x

Abb.35: Ultrastruktur einer Pseudobranchialepithelzelle.
Goldorfe 8 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
M = Mitochondrien; T = paralleles Tubulussystem;
I = Granula intramitochondralia;
Vergr. 12000 x

Abb.36: Ultrastruktur einer Pseudobranchialepithelzelle.
Goldorfe 8 h in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
Tubuli (T) sprießen in leere Bereiche; Tubulussystem ist längs-, quer- und tangential getroffen;
L = Lysosom;
Vergr. 18000 x

Abb.37: Ultrastruktur von Pseudobranchialepithelzellen.
Goldorfe 14 Tage in 0,5%-iger NaCl-Lösung;
Linke Pseudobranchialepithelzelle voll bepackt mit Mitochondrien und parallelen Tubuli; in den rechten Pseudobranchiallamellen Konzentration von Mitochondrien und Tubuli zu den Blutlakunen (Bl) hin;
M = Mitochondrien;
Vergr. 2200 x

V. Zusammenfassung der Ergebnisse und Diskussion

A. Die Kiemen

1. Grundstruktur

Bei der Goldorfe sind auf beiden Seiten wie bei den meisten Teleosteern vier Kiemenbögen I-IV ausgebildet, die mit je zwei Hemibranchien besetzt sind. Innerviert werden die Kiemenbögen nach HARDER (1975) von Zweigen des Nervus glossopharyngeus, dem Ramus protrematicus, Ramus metatrematicus und Ramus pharyngeus. Auch bei der Goldorfe wurden im Kiemenbogen Nervenfaserbündel festgestellt, wobei es sich um die genannten Nerven handeln dürfte.

Ein bindegewebiges Septum ist zwischen den beiden Hemibranchien eines Kiemenbogens von der Basis der Primärlamellen bis etwa zu deren proximalen Drittel oder höher ausgebildet. Dieses Septum wurde von DUVERNOY (1839) als "diaphragme branchial" und von MORGAN und TOVELL (1973) bei Salmo gairdneri als "interbranchial septum" beschrieben. Dieses bindegewebige Septum wird von BIJTEL (1949) bei Cyprinus carpio, Leuciscus rutilis, Phoxinus phoxinus, Tinca tinca, Rhodeus amarus und bei Salmo gairdneri in derselben Position vorgefunden wie bei der Goldorfe.

2. Primärlamellen

Primärlamellen und Sekundärlamellen sind wie bei anderen Vertretern der Familie der Cypriniden (RIESS, 1881; BIJTEL, 1949; KARLSSON, 1983) jeweils alternierend zueinander angeordnet. Bei der Goldorfe entspringen die Musculi adductores entlang dem proximalen Abschnitt der Kiemengräte und ihre Sehnen münden in eine gemeinsame Aponeurose. Nach kurzem gemeinsamen Verlauf teilen sich die Sehnen wieder, laufen entlang der afferenten Kiemenblattarterie und inserieren an der Kiemengräte. Die Adduktormuskulatur der Goldorfe ist demnach dem Typ III gemäß der Klassifizierung von DUVERNOY (1839) oder dem Typ II, entsprechend der Einteilung von BIJTEL (1949) zuzuordnen. Damit verhält sich die Adduktormuskulatur der Primärlamellen der Goldorfe ähnlich,wie sie auch bei

anderen Vertretern der Cypriniden (Cyprinus carpio, Phoxinus phoxinus, Rhodeus amarus, Tinca tinca) und bei einem Vertreter der Salmoniden (Salmo gairdneri) von BIJTEL (1949) beschrieben worden ist. Die Abduktormuskulatur liegt als zartes Paket zwischen der Basis der Kiemengräte und dem Kiemenbogen, jeweils an der Basis der oralen Hemibranchie. Auch BIJTEL (1949) beschreibt die Musculi abductores bei den untersuchten Cypriniden und bei Salmo gairdneri in derselben Lokalisation.

Nach RIESS (1881) und WOSKOBOINIKOFF (1932) soll durch abwechselnde Kontraktion und Relaxation der Adduktoren die afferente Kiemenblattarterie abwechselnd geöffnet und geschlossen werden. Auf diese Weise soll der Blutfluß durch die Primärlamellen unterstützt werden. BIJTEL (1949) hält diesen Vorgang für unwahrscheinlich, da die Adduktoren sich nicht rhythmisch bewegen. Sie sieht die Bedeutung der Adduktoren und Abduktoren im Ablauf der Hustenbewegungen, die dazu dienen, die Kiemen von feinen Partikelchen zu befreien. Während der Hustenbewegung verhindern die sogen. Abduktoren ein Umbiegen der adduzierten Primärlamellenreihe nach hinten. Nach HUGHES Und MORGAN (1973) erfüllen die Muskeln der Primärlamellen eine wichtige Funktion sowohl bei der normalen Atmung wie bei besonderen Atembewegungen. Anscheinend können sie den Widerstand der Primärlamellen gegen den Wasserfluß verändern. Nach PASZTOR und KLEEREKOPER (1962) sollen die Adduktoren die Primärlamellen in Position halten, damit sie beim Atemzyklus eine optimale Stellung für den Gasaustausch erhalten.

Die Kiemengräte der Goldorfe liegt auf der medialen Seite der Primärlamelle, in enger Nachbarschaft zur afferenten Kiemenblattarterie. Durch eine Einziehung an ihrer verbreiterten Basis zieht die efferente Kiemenblattarterie, wie auch bei anderen Cypriniden (RIESS, 1881; BIJTEL, 1949). Entsprechend der Beschreibung von RIESS (1881) bei Salmo salar, Cyprinus carpio, Cobitus fossilis und Leuciscus rutilis läßt sich die Kiemengräte der Goldorfe in eine kurze verbreiterte Basis und einen schmalen Körper einteilen. Wie bei Salmo salar, Cyprinus carpio (RIESS,1881) und Salmo gairdneri (BIJTEL, 1949; MORGAN und TOVELL, 1973) ist die Oberfläche der Kiemengräte leicht gerippt. Dies soll nach MORGAN und TOVELL (1973) eine zusätzliche Stütze für die Primärlamelle darstellen.

2.1. Gefäßsysteme in der Primärlamelle

Bei der Goldorfe existieren in der Primärlamelle zwei unterschiedliche Blutkreisläufe. Ein funktioneller oder respiratorischer Blutkreislauf, der sich aus den Kiemenbogenarterien, den afferenten und efferenten Kiemenblattarterien, den afferenten und efferenten Kiemenfaltenarteriolen und dem Blutlakunensystem in den Sekundärlamellen zusammensetzt. Daneben besteht bei der Goldorfe in der Primärlamelle ein weiteres nichtrespiratorisches Gefäßsystem, das sich aus zwei Anteilen zusammensetzt. Das nutritive Gefäßsystem stellt ein weit verzweigtes Gefäßnetz an der Basis der Primärlamelle und in der Primärlamelle dar. Neben größeren Venen an der Basis der Primärlamellen zwischen den beiden Hemibranchien umfaßt es zahlreiche Arteriolen, Venen und Kapillaren und einen zentralen Sinus zwischen Kiemenknorpel und efferenter Kiemenblattarterie. Dieses arterio-venöse Gefäßsystem erfüllt die Aufgabe der Ernährung der verschiedenen Gewebeanteile in den Kiemen. Die Gefäße des arterio-venösen Gefäßsystems sind stets mit Erythrozyten und Leukozyten gefüllt. Das venöse Blut wird über die Kiemenbogenvene in Richtung Vena jugularis abtransportiert. Nach MÜLLER (1839) entspringen die nutritiven Gefäße aus den efferenten Gefäßen des Kiemenbogens. RIESS (1881) dagegen behauptet, daß das nutritive Gefäßsystem seinen Ursprung in der afferenten Kiemenbogenarterie hat. Bei Tilapia mossambica beschreibt VOGEL et al.(1973) Verbindungen des zentralen Sinus sowohl mit der afferenten wie mit der efferenten Kiemenblattarterie. Bei der Regenbogenforelle steht der zentrale Sinus nach VOGEL (1978) mit zwei kleinen Arterien in Verbindung, die aus der efferenten Kiemenblattarterie entspringen. Nach LAURENT und DUNEL (1976) entspringen zahlreiche kleine Arterien aus der efferenten Kiemenbogenarterie und versorgen die Gewebeanteile des Kiemenbogens bei Perca fluviatilis und Salmo gairdneri. Die nutritiven Gefäße der Primärlamelle kommen vom proximalen Abschnitt der efferenten Kiemenblattarterie oder der efferenten Kiemenbogenarterie.

Als Parallelweg zum venösen Schenkel gehört dem nichtrespiratorischen Gefäßsystem auch ein Lymphgefäßsystem an. Lymphgefäße begleiten die Kiemengräte und die afferente Kiemenblattarterie. Auch an der Basis sind Lymphgefäße ausgebildet. Mit ihnen stehen

vermutlich auch die Lymphspalten, die in den Sekundär- und Primärlamellen nachgewiesen wurden, in Verbindung.

In einigen Lehrbüchern der Zoologie wird das respiratorische Blutgefäßsystem immer noch als einziges Gefäßsystem der Kiemen dargestellt (HARDER, 1964; WELSCH, 1973; ZISWEILER, 1976). Nur ein funktionelles Blutgefäßsystem wird bei Esox lucius (KRAUSE, 1923), Salmo gairdneri (SCHMID und MANN, 1963; FROMM, 1974), Lota lota, Thymallus arcticus und Catostomus catostomus (CAMERON, 1974) und Cyprinodon variegatus (KARNAKY, 1976) beschrieben. Daneben stellen zusätzlich ein ausgedehntes arterio-venöses und nutritives Gefäßsystem bei Salmo gairdneri LAURENT und DUNEL (1976), MORGAN und TOVELL(1973) und VOGEL et al.(1976, 1978) vor. Die unterschiedliche Präparation der Gefäßsysteme ist wahrscheinlich die Ursache dafür, daß unterschiedliche Gefäßsysteme bei den gleichen Fischspezies beschrieben werden. Besonders zu beachten ist dies bei Gefäßdarstellungen in Korrosionspräparaten. OLSON (1983) zeigt, daß bei unterschiedlichem Füllungsdruck sich auch die Gefäße verschieden darstellen. Manche Gefäße werden überhaupt nicht gefüllt, andere dagegen zerreißen.

Unterschiedliche Ansichten bestehen auch darüber, ob sich das nicht funktionelle Gefäßsystem nur aus Arterien und Venen, nur aus Lymphgefäßen oder aus beiden Teilen zusammensetzt. Bei der Goldorfe wurden beide Anteile festgestellt. Diese Beobachtung stimmt überein mit Untersuchungen von AL-KADHOMIY (1984) über die Blutgefäße in den Kiemen der Flunder (Platichthys flesus). Nach FARRELL (1980a) übernimmt bei Ophiodon elongatus ein veno-lymphatisches Netzwerk die nutritive Funktion. LAURENT und DUNEL (1976) beschreiben bei Salmo gairdneri, Anguilla anguilla und Perca fluviatilis neben dem funktionellen nur ein arteriovenöses Gefäßsystem, das u.a. den zentralen venösen Sinus beinhaltet. Auch nach VOGEL et al. (1973, 1978) und MÜLLER (1839) besteht neben dem funktionellen nur ein arteriovenöses Blutgefäßsystem. Dagegen beschreiben RIESS (1881) bei Cypriniden, Esox lucius und Salmo salar, STEEN und KRUYSSE (1964) bei Anguilla anguilla und RICHARDS und FROMM (1969) bei Salmo gairdneri und Anguilla anguilla neben dem funktionellen noch ein lymphatisches Gefäßsystem. Während der arterio-venöse Anteil für die Ernährung bestimmter Regionen der Primärlamelle verantwortlich ist, dient der lym-

phatische Anteil in einem Parallelweg zum venösen Schenkel als Drainagesystem des Bindegewebes in der Primärlamelle. Der lymphatische Anteil dürfte aber auch noch eine wichtige immunologische Funktion haben. Nach HUGHES (1980) sollen die Leukozyten in den "lymphoid spaces" der Primärlamelle eine große immunologische Bedeutung zum Schutz der Kiemen erfüllen. Diese "lymphoid spaces" sollen mit den Lymphspalten im Epithel der Sekundärlamellen in Verbindung stehen. HARDER (1975) bezeichnet den von STEEN und KRUYSSE beschriebenen "central lymphatic space" oder "central cavity" als Artefakt, das auf zu hohen Druck bei der Gefäßdarstellung zurückzuführen ist. Dieser zentrale Raum ist aber nicht nur von STEEN und KRUYSSE (1964) dargestellt worden, sondern neben anderen auch von LAURENT und DUNEL (1976: central venous sinus), MORGAN und TOVELL (1973: central vascular network, central channel), CAMERON (1983: filamental central sinus) und VOGEL et al. (1973: central sinus). Wie aus den verschiedenen Bezeichnungen zu erkennen ist, bleibt die Frage offen, ob es sich bei diesem Raum um ein venöses Gefäß handelt oder um ein Lymphgefäß. Bei der Goldorfe wurde dieser Raum zwischen Kiemengräte und efferenter Kiemenblattarterie am histologischen und Semidünnschnitt eindeutig dargestellt. Er ist mit Endothel ausgekleidet. Es handelt sich also keinesfalls um ein Artefakt, wie HARDER (1975) annimmt. Da dieser Raum stets mit Erythrozyten und Leukozyten gefüllt war, handelt es sich dabei nicht um ein Lymphgefäß, wie STEEN und KRUYSSE (1964) vermuten. Für die Benennung dieses Raumes bei der Goldorfe wird deshalb in Übereinstimmung mit anderen Autoren der Ausdruck "zentraler Sinus" bevorzugt.

Das lymphatische Gefäßsystem in der Primärlamelle der Goldorfe bedarf aber noch hinsichtlich eines anderen Gesichtspunktes der Beachtung. Wie gezeigt wurde, begleiten Lymphgefäße die Kiemengräte auf beiden Seiten. Diese Bereiche stellen bei der histologischen Präparation einen sogen. Locus minoris resistentiae dar. Besonders bei Paraffinschnitten in der Routinediagnostik kann das Epithel an der Kiemengräte abgelöst und zerrissen erscheinen. Dadurch wird der Eindruck eines pathologischen Vorganges in der Primärlamelle erweckt. In diesen Fällen kann aber durch das Fehlen von degenerativen bzw. nekrotischen Erscheinungen und zellulärer Reaktion bei kritischer Wertung ein Artefakt als Ursache an-

gesprochen werden. Dieses Aufreißen der Lymphgefäße wird bei der Einbettung der Kiemenpräparate in Epon vermieden.

In einigen älteren Literaturstellen (MÜLLER, 1839; RIESS, 1881; KRAUSE, 1923) wird die efferente Kiemenblattarterie als "Vene" bezeichnet, wahrscheinlich in Analogie zum Lungenkreislauf beim Säugetier. Ihr Wandaufbau charakterisiert sie aber eindeutig als Arterie. Schon PLEHN (1901) bezeichnet die efferente Kiemenblattarterie als abführendes Hauptgefäß und vermeidet dadurch den Ausdruck "Vene". RIESS (1881) hat bei der Beschreibung des respiratorischen Gefäßsystems bei Esox lucius und einigen Cypriniden und bei Salmo salar behauptet, daß die afferente Kiemenblattarterie von ihrem Austritt aus der afferenten Kiemenbogenarterie an "keine eigene Wandung mehr hat", sondern daß diese, auf der dem Kiemenknorpel zugewandten Seite, vom Kiemenknorpel selbst gebildet wird. Dies trifft für die afferente Kiemenblattarterie in den Kiemen der Goldorfe nicht zu. Die Wandung der afferenten Kiemenblattarterie ist immer erhalten und bleibt deutlich zu erkennen. Auch in keiner anderen Literaturstelle wurde über das Fehlen der entsprechenden Gefäßwand berichtet.

Die Gefäße, die aus den Kiemenblattarterien entspringen und in die Sekundärlamellen münden bzw. das mit Sauerstoff angereicherte Blut aus den Sekundärlamellen sammeln, sollten nicht als Arterien (RIESS, 1881; LAURENT und DUNEL, 1976; HARDER, 1964; MORGAN und TOVELL, 1973) bezeichnet werden. Treffender wäre der Ausdruck "Kiemenfaltenarteriolen", wie er auch von FARRELL (1980a), BOOTH (1978), RICHARDS und FROMM (1969) und VOGEL et al.(1973) gebraucht wird. Diese Kiemenfaltenarteriolen sind wesentlich kleiner als die Arterien der Primärlamelle. Die Dreischichtigkeit mit endothelialer Intima, Media und Tunica externa bleibt aber erhalten. Eine afferente Kiemenfaltenarteriole kann nach eigenen Befunden bei der Goldorfe mehrere Sekundärlamellen versorgen. Diese Beobachtung machte auch FROMM (1974) bei Salmo gairdneri, wo eine afferente Kiemenfaltenarteriole bis zu fünf Sekundärlamellen versorgt.

Besondere Aufmerksamkeit erregten die Endothelzellen der Arteriolen und Arterien der Kiemen und der Pseudobranchie der Goldorfe, ebenso wie die Endothelauskleidung des Marginalkanals der Kiemen.

Neben der besonderen Auffaltung der Endothelzellen, die weit in das Lumen ragen und kleine Zellausstülpungen aufweisen, war die starke Füllung der Endothelzellen mit osmiophilen runden bis ovalen Granula auffällig. Einschlüsse derselben Art, jedoch nicht in gleich großer Anzahl, konnten regelmäßig in der Endothelauskleidung des Marginalkanals der Sekundärlamellen beobachtet werden. Auch im Endothel der Lymphgefäße, die die Kiemengräte begleiten, konnten diese typischen osmiophilen Einschlüsse in kleinen Gruppen festgestellt werden.

Diese osmiophilen Einschlüsse wurden zum ersten Mal von WEIBEL und PALADE (1964) in arteriellen Endothelien, in den Alveolarkapillaren und im Endokard beim Menschen, bei der Ratte und bei Amblyostoma punctatum beobachtet. Beim Fisch wurden diese "Weibel-Palade-bodies" von HUGHES und WRIGHT (1973), MORGAN und TOVELL (1973), LAURENT und DUNEL (1976), BOYD et al. (1979) und KARLSSON (1983) in der Endothelauskleidung des Marginalkanals beschrieben. Von Weibel-Palade-bodies in Endothelien anderer Gefäße in der Primärlamelle berichten nur VOGEL et al. (1974) bei Tilapia mossambica und KARLSSON (1983) bei Brachydanio rerio. Aber nur VOGEL et al. (1974) beobachten die zarten Oberflächenausstülpungen der Endothelzellen. Ihrer Meinung nach erhalten die Endothelzellen dadurch engen Kontakt mit dem durchströmenden Blut und dienen so als monitoring system. Interessanterweise, so VOGEL et al. (1974), sind vasoaktive Peptide bei den Säugetieren hauptsächlich in Endothelien solcher Gefäße lokalisiert, die sich zum Teil von den Kiemenbögen ableiten.

Weibel-Palade-bodies wurden auch in den Arterien der Pseudobranchie der Goldorfe festgestellt. Die Anordnung der Endothelzellen und die Anwesenheit der zahlreichen Weibel-Palade-bodies entspricht den Beobachtungen in den Gefäßen der Primärlamellen der Kiemen. Über das Vorhandensein von Weibel-Palade-bodies oder osmiophilen Einschlüssen in den Gefäßen der Pseudobranchie, wie sie bei der Goldorfe festgestellt wurden, wurde an keiner Stelle der vorliegenden Literatur berichtet. Die funktionelle Bedeutung der Weibel-Palade-bodies bleibt weiterhin unklar. Eine Verbindung zur Blut- oder Gefäßphysiologie ist jedoch durch ihre Lage anzu-

nehmen. Ihr Vorkommen in den Endothelien der Arterien der Pseudobranchie läßt darauf schließen, daß sie nicht unmittelbar in den O_2- und CO_2-Austausch miteinbezogen sind, wie ihre Anwesenheit in den Gefäßen der Kiemen vermuten läßt.

2.2. Epithel der Primärlamelle

Neben den typischen, in äußeren Oberflächenepithelien vorkommenden Epithelzellen konnten im Epithel der Primärlamelle der Goldorfe bei der licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchung weitere spezialisierte Zellen beobachtet werden.

2.2.1. "Mastzellen"

Die großen Zellen mit ihren metachromatischen Granula, die an der Basis zwischen den Primärlamellen und im Schleimhautüberzug der Pseudobranchie vereinzelt beobachtet wurden, gleichen den Mastzellen der Säugetiere. Bei Färbung von Semidünnschnitten mit Toluidinblau-Safraninrot tritt eine deutliche Metachromasie auf. Eine Verwechslung mit Schleimzellen ist nicht möglich. Besonders bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung sind diese Zellen deutlich von Schleimzellen oder Granulozyten zu unterscheiden. Nach BUCHER (1977) weist die Metachromasie auf die Anwesenheit hochpolymerer saurer Mucopolysaccharide hin. In den Granula der Mastzellen bei Säugetieren ist Heparin und Histamin enthalten und bei einigen Spezies auch Serotonin.

MUNSHI (1964) weist bei einer Untersuchung der Kiemen von indischen Süßwasserfischen und luftatmenden Fischen auf verschiedene spezialisierte Zellen in den Kiemen hin, wie Schleimzellen, große eosinophile Zellen mit zwei oder drei Kernen und Mastzellen. Leider geht MUNSHI (1964) nicht näher auf die beiden letztgenannten Zelltypen ein. Er weist nur darauf hin, daß sie azidophil sind. Eine Abbildung der sogen. "Mastzellen" war ebenfalls nicht beigefügt. In einem weiteren Bericht über indische luftatmende Fische erwähnen HUGHES und MUNSHI (1979) als spezialisierte Zellen im Epithel der Sekundärlamellen dieser Fische Schleimzellen, kubische mitochondrienreiche Zellen und "acidophil coarse granular cells". Die azidophilen "granular cells" sollen saure Mucopoly-

saccharide wie die Schleimzellen produzieren und mit den Mastzellen der höheren Wirbeltiere verwandt sein. Auch aus diesem Bericht geht nicht klar hervor, ob diese "granular cells" mit den "Mastzellen" bei der Goldorfe identisch sind. Leider fehlen auch hier detaillierte Beschreibungen und Abbildungen dieser Zellen.

In einer Arbeit von HUGHES und MITTEL (1980) über Barbus sophor, einen indischen Süßwasserfisch aus der Familie der Cypriniden, wird ein Zelltyp beschrieben, der zahlreiche osmiophile Vesikel enthält und nach Meinung der Autoren einen Leukozyten darstellt. Dieser Zelltyp kommt in der bindegewebigen Achse und im interlamellaren Epithel vor. Aus den beigefügten Abbildungen können Ähnlichkeiten zwischen diesen Zellen und den "Mastzellen" der Goldorfe festgestellt werden. Vor allem die unterschiedliche Ausbildung der Granula weist große Ähnlichkeiten auf. Deutliche Unterschiede sind jedoch bei der Zellmembran zu beobachten. Während die "Mastzellen" der Goldorfe eine zarte, mäßig elektronendichte Zellmembran besitzen, stellt sich die der "granular cells" wesentlich dicker, stark osmiophil und mit unregelmäßigen Oberflächenerhebungen dar. COLEMAN et al. (1977) beschreibt Mastzellen mit deutlichen metachromatischen Granula in der basalen Zone des Epithels der Primärlamellen von Tilapia aurea. BOLTON (1933) beobachtet Mastzellen, die sich gut mit Toluidinblau metachromatisch anfärbten,im Bindegewebe der Submukosa zahlreicher Salmoniden.

Nach ELLIS (1977) und ROBERTS (1978) werden die Mastzellen der Fische wegen ihres Vorkommens im Bindegewebe und aufgrund ihrer zahlreichen basophilen metachromatischen Granula mit den Mastzellen der Säugetiere verglichen. ROBERTS (1978) hat nachgewiesen, daß die Zellen mit metachromatischen Granula in der Haut von Pleuronectes platessa Histamin enthalten.

ELLIS (1977) weist auf das ähnliche färberische Verhalten von Mastzellen und basophilen Granulozyten beim Fisch hin. Nach BARBER und WESTERMANN (1978) sind basophile Blutzellen und Mastzellen beim Fisch gleichzusetzen. Die Entwicklung der Mastzellen soll zweistufig erfolgen. Zunächst kommt es zur Sulfatierung der Polysaccharide, woraus die metachromatischen Granula entstehen. An-

schließend werden größere Mengen von Histamin in diesen Granula gespeichert. Nach HARDER (1975) können basophile Granulozyten mit den Mastzellen der höheren Wirbeltiere verglichen werden, da sie anscheinend Heparin enthalten. Basophile Granulozyten stellen nach HARDER einen normalen Bestandteil des peripheren Blutes dar. Im Gegensatz zu HARDER (1975) besteht nach ELLIS (1977) kein Hinweis auf die Anwesenheit von Heparin oder 5-Hydroxytryptamin in den metachromatischen Granula. Die Lokalisation in Oberflächenorganen wie Kiemen und Pseudobranchie läßt vermuten, daß die "Mastzellen" bei den Fischen ähnliche Funktion wie beim Säuger (HUMPHREY und WHITE, 1971) in der unspezifischen Abwehr erfüllen. Nach ELLIS (1976) fehlen basophile Granulozyten im Blut von Pleuronectes platessa. Auch bei Catostomus commersoni konnten BARBER und WESTERMANN (1978) keine basophilen Granulozyten oder Mastzellen im Blut feststellen. "Mastzellen" wurden in dieser Untersuchung auch im Schleimhautüberzug der Pseudobranchie der Goldorfe beobachtet. Über das Vorkommen dieser oder entsprechender Zellen bei der Pseudobranchie anderer Fische liegen keine Untersuchungen vor.

2.2.2. "Osmiophile Zellen"

Unklar ist auch die Bedeutung und Herkunft der Zellen, die auffallend viele, stark osmiophile Granula enthalten, die über das gesamte Zytoplasma der sogenannten "osmiophilen Zellen" verteilt sind. Diese Zellen wurden nur im Epithel der Primärlamellen der Kiemen festgestellt. Über die Existenz solcher Zellen in den Kiemen von Fischen wird in der vorliegenden Literatur an keiner Stelle berichtet. Daß diese Zellen jedoch nicht nur bei der Goldorfe vorkommen, zeigen Untersuchungen an Kiemen von Salmo gairdneri. Im Epithel der Primärlamellen der Kiemen von Salmo gairdneri wurden Zellen festgestellt, die große Ähnlichkeit zu den "osmiophilen Zellen" aufweisen (Fischer, Schäfer, Hoffmann, in Präp.). Ein Zusammenhang zwischen dem Vorkommen der "Mastzellen" und der "osmiophilen Zellen" und den Haltungsbedingungen scheint nicht zu bestehen. Das gut entwickelte rauhe endoplasmatische Retikulum, Golgiapparat, zahlreiche freie Ribosomen und Mitochondrien deuten auf eine aktive Zelle hin.

Eine auffallend große Ähnlichkeit weisen die "osmiophilen Zellen" in den Kiemen der Goldorfe mit jenen Zellen auf, die beim Menschen dem APUD-System (Amine Precursor Uptake and Decarboxylation), einem peripheren disseminierten endokrinen Zellsystem (PEARSE, 1977) zugeordnet werden. Nach HEITZ (1977) müssen Zellen, die diesem endokrinen System zugeordnet werden, folgende Kriterien aufweisen, um als endokrin zu gelten: geringe Dichte des Zytoplasmas, supranukleäre Lokalisation des Proteinsyntheseapparates und basale Ansammlung von Sekretgranula. Die morphologischen Unterschiede der Sekretgranula im elektronenmikroskopischen Bild nach Glutaraldehyd-Osmiumtetroxidfixation sind Ausdruck der Individualität der verschiedenen endokrinen Zelltypen. Nach PEARSE (1977) produzieren diese Zellen Peptide, die als Hormone oder Neurotransmitter fungieren. Es wird angenommen, daß die Substanzen in Blut und Lymphgefäße sezerniert werden und an die Erfolgszelle transportiert werden. Dieser Transport erfolgt möglicherweise lokal, unter Umgehung des generellen Kreislaufs.

Ob es sich bei den "osmiophilen Zellen" in den Kiemen der Goldorfe um den APUD-Zellen beim Säuger analoge Zellen handelt, die im Zuge der phylogenetischen Entwicklung an entsprechende Lokalisationen versprengt worden sind, müßte mit Hilfe immunohisto- und immunozytochemischer Techniken näher geprüft werden. Von der Morphologie stimmen sie mit menschlichen APUD-Zellen, die insbesondere im vorderen Verdauungstrakt lokalisiert sind (HEITZ, 1977), überein. Diese Region ist phylogenetisch und ontogenetisch im Bereich von Kiemenbogenderivaten.

2.2.3. Stäbchenzellen

Eine weitere spezialisierte Zelle in den Kiemen und der Pseudobranchie stellt die Stäbchenzelle oder Rodletzelle dar. Im Gegensatz zur vorher beschriebenen Zelle ist sie Gegenstand zahlreicher Untersuchungen. Bereits 1892 wurden diese Zellen von THÉLOHAN zum ersten Mal beschrieben. Sie wurden von ihm als Parasiten angesprochen und den Protozoen zugeordnet. DieserInterpretation wurde bereits 1906 von PLEHN widersprochen.

Die Rodletzellen der Goldorfe, die sowohl im lockeren Bindegewebe um die Gefäße und im Schleimhautüberzug der Pseudobranchie wie in Gefäßnähe an der Basis der Primärlamellen und in deren Epithel gefunden werden, gleichen in ihrer Morphologie den Beschreibungen von PLEHN (1906a und b), LEINO (1974), MORRISON und ODENSE (1978) und MATTEY et al. (1979) bei verschiedenen Teleosteern. Die wohl umfassendsten Untersuchungen über das Vorkommen der Stäbchenzellen haben MORRISON und ODENSE (1978) durchgeführt. Die verschiedenen Entwicklungsstadien wie sie LEINO (1974) im Interstitium, Kieme, Niere, Bulbus arteriosus und Mesenterium verschiedener Fische oder MATTEY et al. (1979) in Kiemen und Pseudobranchie von Dicentrachus labrax und FLOOD et al. (1975) im Bulbus arteriosus beim Goldfisch beschreiben, konnten in den Kiemen und Pseudobranchie der Goldorfe allerdings nicht festgestellt werden.

Bei den durchgeführten Untersuchungen an Kiemen und Pseudobranchie der Goldorfe fiel auf, daß die Stäbchenzellen regelmäßig in der Umgebung von Blutgefäßen zu finden waren. Hinweise auf Entzündungserscheinungen im Nachbargewebe waren bei der Goldorfe nicht festzustellen. Auch PLEHN (1906a und b) und LEINO (1974) machen auf das Fehlen von Entzündungserscheinungen, die bei Parasiten zu erwarten wären, aufmerksam. Der Nachweis von Desmosomen zwischen den Stäbchenzellen und benachbarten Zellen und die Beobachtung von Stäbchenzellen, die einen Sekretionsvorgang andeuteten, bestärkt LEINO (1974) wie auch schon vor ihm PLEHN (1906a und b), die sich nur auf lichtmikroskopische Befunde stützen konnte, in ihrer Ansicht, daß es sich um eine sekretorische Zelle handelt. PLEHN (1906a und b) prägte deshalb den Ausdruck "Stäbchendrüsenzelle". Nach MORRISON und ODENSE (1978) produziert die Zelle wahrscheinlich ein neutrales Glykoprotein, das entweder ähnliche Funktion wie das Sekretionsprodukt der Schleimzellen oder die Eigenschaften eines Enzyms hat.

Die bevorzugte Ansammlung von Stäbchenzellen um die Gefäße und ihre Morphologie sowohl in den Kiemen wie auch in der Pseudobranchie der Goldorfe deutet wahrscheinlich daraufhin, daß die Stäbchenzellen ein Sekretionsprodukt freisetzen. Dieses Sekretionsprodukt könnte möglicherweise auf dem Blutweg zu einem be-

stimmten Zielort gelangen und dort seine spezifische Wirkung entfalten. Die Lokalisation in Gefäßnähe und ihr Vorkommen in der Pseudobranchie deuten dabei mehr auf innersekretorische Aktivität hin. Während MORRISON und ODENSE (1978) mehr an exkretorische Produkte analog den Becherzellen denken.

Von FEARNHEAD und FABIAN (1971) wird von einer Reduktion der Stäbchenzellen in den Kiemen von Monodactylus argenteus (Silberflossenblatt), einer euryhalinen Fischart, die bevorzugt im Salzwasser lebt, bei Adaptation an Süßwasser berichtet. Bei der Goldorfe konnten aber keine Unterschiede in der Anzahl der Stäbchenzellen bei Süßwasserfischen und den Fischen, die einer 0,5%-igen NaCl-Lösung ausgesetzt waren, gefunden werden, so daß die Hypothese von FEARNHEAD und FABIAN (1971) bei dieser Spezies nicht zutreffen würde. Nach LEINO (1974) ist die Anzahl der Rodletzellen unter den Individuen einer Fischspezies unterschiedlich. Außerdem scheinen bei barschartigen Fischen, zu denen auch das Silberflossenblatt zählt, mehr Rodletzellen ausgebildet zu sein, als bei karpfenartigen Fischen.

2.2.4. Schleimzellen

Eine weitere spezialisierte Zelle, die Schleimzelle, befindet sich bei der Goldorfe vorwiegend im mehrschichtigen Epithel zwischen den Primärlamellen, an den medialen und lateralen Kanten der Primärlamellen, deren distalen Enden und im interlamellaren Epithel. Damit entspricht sie in ihrem Vorkommen dem von Salmo gairdneri, wie von SCHMID und MANN (1963) und MORGAN und TOVELL (1973) beschrieben worden ist. Ihre Lokalisation ist identisch mit den Flächen, die dem ständigen Wasserstrom ausgesetzt sind. Nach NEGUS (1963), HUGHES und WRIGHT (1970) und HUGHES und MORGAN (1973) soll Schleim neben dem Schutz gegen die mechanische Abnutzung durch den ständigen Wasserstrom auch Pilzinfektionen und Parasiten abwehren und daneben an der Diffusion der Atemgase beteiligt sein. Eine große Bedeutung kommt dem Schleim als Träger von Immunglobulin zu. Nach MARCHALONIS (1971), HILDEMANN (1974), ELLIS (1978) und DORSON (1981) ist bei Teleosteern im Gegensatz zu Säugetieren nur ein Immunglobulin und zwar IgM nachgewiesen. Diese Immunglobuline vom Typ IgM sind im Serum, in Kör-

perflüssigkeiten und im Schleim (von Darm, Haut und Kiemen) u.a. bei der Scholle (ELLIS, 1978), Goldfisch und Karpfen (MARCHALONIS, 1971) festgestellt worden. Der einzige offensichtliche Unterschied in den Ketten und Untereinheiten des IgM der Teleosteer liegt in der Anzahl der Untereinheiten. Das IgM der Teleosteer besteht aus vier Untereinheiten (Tetramer) im Vergleich zu fünf Untereinheiten (Pentamer) beim Säuger (HILDEMANN, 1974; DORSON, 1981). Nach DORSON (1981) übernimmt das IgM der Teleosteer viele, aber nicht alle Aufgaben, die die fünf Immunglobulinklassen der Säugetiere erfüllen. Im Hinblick auf seine Aufgaben sind noch viele Fragen ungelöst. Das betrifft auch die Fragestellung, inwieweit das IgM der Fische als Träger der lokalen Immunität analoge Aufgaben dem IgA der Säuger erfüllt (DORSON, 1981). Das Vorkommen von IgM an den Kontaktstellen mit dem äußeren Milieu deutet daraufhin, daß es prädestiniert ist für erforderliche Abwehrmaßnahmen.

Das färberische Verhalten des Sekretionsproduktes der Schleimzellen scheint bei Säugetieren und Fischen unterschiedlich zu sein. Wie KUHN (1983) feststellt, färben sich Schleimzellen im Darm der Goldorfe mit Mucikarmin und Methylenblau nur schwach an. Während bei der Methylenblaufärbung sich die Schleimzellen in den Kiemen der Goldorfe schwach bis deutlich violett darstellen, kann die Feststellung von KUHN (1983) bestätigt werden, daß die Darstellung der Schleimzellen mit Mucikarmin unbefriedigend ist. KUHN (1983) vermutet, daß die Becherzellen bei Fischen und Säugetieren eine unterschiedliche funktionelle Differenzierung aufweisen. SOLANKI und BENJAMIN (1982) dagegen schreiben, daß die wenigen vorliegenden Untersuchungen über die Zusammensetzung des Schleims bei Fischen andeuten, daß dieser dem Schleim von Säugetieren ähnlich ist. Sie unterscheiden drei Typen von Glykoproteinen im Schleim: histochemisch neutrale, "sialylated" und "sulphated" Glykoproteine. In den Schleimzellen der Kiemen, Mundhöhle und Haut von Pungitus pungitus konnten diese drei Glykoproteintypen in unterschiedlicher Verteilung von SOLANKI und BENJAMIN (1982) festgestellt werden.

Bei Versuchen mit der Winterflunder stellte BAKER (1969) einen Rückgang der Schleimzellen im Epithel der Sekundärlamellen nach geringen Gaben von Kupfersulfat ins Wasser fest. Nach seiner Meinung werden die Schleimzellen dabei von Chloridzellen ersetzt. Auch VICKERS (1961) kam bei der lichtmikroskopischen Untersuchung der Kiemen von Lebistes reticulatus zur Annahme, daß Chloridzellen unter extremen Bedingungen der Transformation zu Schleimzellen unterliegen. Diese Beobachtungen und Vermutungen können nach der Untersuchung der Kiemen der Goldorfen in Süßwasser und in einer 0,5%-igen NaCl-Lösung nicht bestätigt werden. Schleimzellen wurden im Epithel der Sekundärlamellen der Goldorfe nie beobachtet, weder bei Kontrollfischen noch bei Fischen aus der Warmwasserhaltung oder aus der 0,5%-igen NaCl-Lösung. Sollten aber Schleimzellen aus Chloridzellen entstehen oder umgekehrt, so müßte irgendwann eine Zwischenform auftreten oder Schleimzellen im Epithel der Sekundärlamellen vorkommen. Auch bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung der Kiemen der Goldorfe konnten keine entsprechenden Befunde erhoben werden. PETRIK und BUCHER (1969) haben in ihren Untersuchungen an den Kiemen des Goldfisches gezeigt, daß Schleim- und Chloridzellen nicht identisch sind. Sie untersuchten mit histochemischen Methoden die Oberfläche der Chloridzellen und stellten fest, daß das amorphe Material nicht den Charakter von sauren Mucopolysacchariden hat. Bei der Alcianblaufärbung färbt sich nur eine feine Oberflächenschicht an und die Schleimzellen, aber nicht das Innere der Chloridzellen. Dies kann anhand der eigenen Untersuchung bestätigt werden. Dagegen reagieren Chloridzellen deutlich auf Salinitätsveränderungen. Die vorliegenden Befunde zeigen also in Übereinstimmung mit PETRIK und BUCHER (1969), daß es sich bei Schleimzellen und Chloridzellen um unterschiedliche Zellarten handelt.

Bei der Anzahl der Schleimzellen von Goldorfen aus dem Süßwasser und aus der 0,5%-igen NaCl-Lösung konnten keine erkennbaren Unterschiede festgestellt werden. Übereinstimmend mit dieser Untersuchung konnten ebenfallls keine signifikanten Unterschiede in der Anzahl der Schleimzellen in den Kiemen von Pungitus pungitus (Neunstacheliger Stichling), von SOLANKI und BENJAMIN (1982) nach Adaptation dieser Fische an 3,5%-ige Salzlösung festgestellt werden.

2.2.5. Chloridzellen

Chloridzellen kommen bei der Goldorfe vor allem im interlamellaren Epithel der Primärlamellen, selten an den Sekundärlamellen der Süßwasserfische vor. Auch im mehrschichtigen Epithel zwischen den Primärlamellen sind Chloridzellen anzutreffen. Bei Fischen aus allen Haltungsbedingungen konnten Chloridzellen festgestellt werden, die in einer helleren und dunkleren Form vorliegen. In der Verteilung der Zellorganellen sind keine Unterschiede zwischen der hellen und dunklen Form feststellbar. NEWSTEAD (1964) führt dagegen die zwei unterschiedlichen Formen der Chloridzellen in den Kiemen von Oligocottus maculosus auf die unterschiedliche Verteilung und Menge des endoplasmatischen Retikulums zurück. MORRISON (1979) beschreibt bei Salvelinus fontinalis "dense cells", die den Chloridzellen sehr ähnlich sind, nur Zytoplasma und Zellkern stellen sich elektronenmikroskopisch elektronendichter dar. Die Beschreibung stimmt mit den dunklen Chloridzellen der Goldorfe überein. Die zahlreichen Vesikel an der Zellspitze, auf die MORRISON (1979) besonders hinweist, sind bei der Goldorfe bei beiden Chloridzelltypen zu finden und werden nach PISAM (1981) und PISAM et al. (1983) als vesikotubuläres System bezeichnet. KARLSSON (1983) und COLEMAN et al. (1977) sind der Meinung, daß die unterschiedlichen Erscheinungsformen der Chloridzellen in derselben Region entweder auf verschiedene Entwicklungsstufen zurückzuführen sind oder daß eine aktive oder inaktive Form vorliegt. Letzteres bestätigen HUGHES und MUNSHI (1979) bei indischen Süßwasserfischen, die sowohl im Wasser atmen wie an der Luft. HUGHES und MUNSHI (1979) beschreiben bei Clarias magur eine inaktive, helle Form und bei Amphipnous cuchia eine aktive, dunkle Form der Chloridzellen. Beide Formen unterscheiden sich nur durch die unterschiedliche Elektronendurchlässigkeit des Zytoplasmas.

Elektronenmikroskopisch sind die Chloridzellen der Goldorfe charakterisiert durch ihr ausgeprägtes glattes endoplasmatisches Retikulum, das in Form eines reichverzweigten, dreidimensionalen Tubulussystems vorliegt. Sie gleichen damit den Chloridzellen anderer Süßwasserfische. Eine apikale Höhle, wie sie beim Goldfisch

(PETRIK und BUCHER, 1969) und beim Stichling (BIERTHER, 1970), der an verdünnte Salzlösung adaptiert war, typisch ist, kommt bei den in Süßwasser gehaltenen Goldorfen nicht vor. Aber auch die Chloridzellen der Regenbogenforelle (MORGAN und TOVELL, 1973; KENDALL und DALE, 1979) und des Bachsaiblings (MORRISON, 1979) weisen im Süßwasser keine apikale Höhle auf. Bei den Goldorfen jedoch, die der NaCl-Lösung ausgesetzt waren, konnte die Ausbildung von apikalen Höhlen bei einem Teil der Chloridzellen beobachtet werden; ein Vorgang, der möglicherweise als Reaktion auf die gestiegene Salzkonzentration zu werten ist. Wie aus den Arbeiten von VIRABHADRACHARI (1961), MORRISON (1979), KARNAKY (1980) und PHILPOTT (1980) bekannt ist, resultiert aus einer Steigerung der Salzkonzentration im Wasser eine Zunahme der Anzahl der Chloridzellen, sowie eine Umfangsvermehrung dieser Zellen. Ähnliche Feststellungen können auch bei der Anpassung von Goldorfen an 0,5%-ige NaCl-Lösung bestätigt werden. Bei einem Großteil der Chloridzellen konnte eine Zunahme des Tubulussystems und der Mitochondrien beobachtet werden, sowie der Granula intramitochondralia. Dies erklärt auch die Größenzunahme der Chloridzellen, die also nicht etwa aus Flüssigkeitsansammlung im Sinne einer ödematösen Schwellung bestand. Granula intramitochondralia stapeln nach BUCHER (1977) zweiwertige Kationen, die für das Enzymsystem benötigt werden. Nach FAWCETT (1973) treten Granula intramitochondralia besonders in den Zellen derjenigen Gewebe hervor, die große Mengen von Ionen oder Wasser transportieren. Mitochondrien, als Energiezentren der Zelle, liefern die benötigte Energie zum Transport von Ionen oder Molekülen gegen einen Konzentrationsgradienten. Nach DOYLE und EPSTEIN (1972), HOSSLER (1980), KARNAKY et al. (1976) und PHILPOTT (1980) besteht ein Zusammenhang zwischen der Zunahme des Tubulussystems bei gestiegener Salzkonzentration und dem Anstieg der Na^+,K^+-ATPase. Nach PISAM (1981) zeigt die enge Verbindung zwischen dem Tubulussystem und den Mitochondrien, daß der Transfer von ATP-Molekülen von den Mitochondrien zu Ionenpumpen an den Tubulusmembranen erleichtert wird. Offensichtlich sind die festgestellten Veränderungen bei den Zellorganellen der Chloridzellen der Goldorfe das Resultat einer erhöhten Stoffwechselintensität der Zelle, als Antwort auf die gestiegene Salinität.

Neben der Niere sind die Kiemen wesentlich an der Regulation des Elektrolyt- und Wasserhaushaltes bei Meeres- und Süßwasserfischen beteiligt. Süßwasserfische im hypotonischen Milieu halten den höheren osmotischen Druck des Blutes dadurch aufrecht, daß die Niere den Wasserüberschuß als hypotonen Harn ausscheidet. Das Gleichgewicht von Na^+- und Cl^--Ionen wird durch die enterale Absorption und zur Hauptsache über die Kiemen gedeckt. Im Meerwasser hat das Blut einen niedrigeren osmotischen Druck gegenüber dem äußeren Milieu, welches einen Wasserentzug durch das Integument und die Kiemen bedingt. An diesen Stellen können möglicherweise Elektrolyte durch Diffusion in den hypotonischen Fischkörper gelangen. Eine Elektrolytzunahme kann wegen der hypotonischen Harnbildung nicht reguliert werden. Die aufgenommenen Elektrolyte werden nun zum größeren Teil über die Kiemen ausgeschieden. Euryhaline Fische, zu denen auch die Goldorfe gehört, können zwischen diesen Mechanismen alternieren, wenn sie sich im entsprechenden Milieu befinden (VIRABHADRACHARI, 1961; BIERTHER, 1970; ROBERTS, 1978).

Nach PHILPOTT und COPELAND (1963) enthalten die Tubuli des agranulären endoplasmatischen Retikulums saure Mucopolysaccharide, die nach PISAM (1981) und PISAM et al. (1983) im Golgiapparat produziert werden. Diese Mucopolysaccharide werden dann vom tubulären und vesikotubulären System zum apikalen Teil der Zelle gebracht. Zu einem bestimmten Zeitpunkt entleert die Zelle ihren angesammelten Inhalt über die apikale Höhle (PISAM et al., 1983). Chloridzellen mit einer starken Vorwölbung ihrer Zellspitze, die mit flockigem, amorphen Material gefüllt ist, könnten möglicherweise jenes Stadium der Zelle darstellen, das sie kurz vor dem Entleeren des Inhalts an die Oberfläche zeigt. Solche Chloridzellformen mit vorgewölbter Zellspitze wurden bei Fischen aller Haltungsbedingungen beobachtet. Die Oberfläche der Chloridzelle der Goldorfe ist ständig mit flockigem bis feinfädigem Material bedeckt. Wenn dieses Material den von PISAM (1981), SARDET et al. (1979) und PISAM et al. (1983) beschriebenen Glykoproteinen entspricht, dann könnte es entsprechend der Theorie von BIERTHER (1970) bei Süßwasserfischen als Ionenfänger und bei Fischen in Salzwasser als Ionenpuffer reagieren.

2.2.6. "Helle Zellen"

Auffallend bei den Goldorfen, die der 0,5%-igen NaCl-Lösung ausgesetzt waren, war die deutliche Zunahme der Zahl der "hellen Zellen" im Kiemenepithel. Sehr häufig werden diese Zellen neben Chloridzellen angetroffen. Besonders bemerkenswert war die Zunahme dieser Zellen im Epithel der Sekundärlamellen. Ihr Zytoplasma stellt sich sehr hell dar, und der Gehalt an Mitochondrien und anderen Zellorganellen kann variieren. Neben wenig glattem und rauhem endoplasmatischen Retikulum und zahlreichen freien Ribosomen ist das Vorhandensein von Strukturen, die an Annulatae lamellae erinnern, auffallend. Annulatae lamellae gelten als Sonderform des glatten endoplasmatischen Retikulums. Ihre genaue Funktion ist noch unbekannt (KRSTIĆ, 1976). Annulatae lamellae werden bei der Goldorfe in den Vorläuferzellen der Chloridzellen angetroffen und zwar besonders häufig, nachdem sich die Salinität des umgebenden Milieus geändert hatte. Möglicherweise entwickeln sich aus den Annulatae lamellae Strukturen des reich verzweigten Tubulusnetzes der Chloridzellen.

Nach LAURENT und DUNEL (1980) können sich Chloridzellen sowohl aus dem Epithel der Primärlamellen wie aus der inneren Epithelschicht der Sekundärlamellen entwickeln. SARDET et al. (1979) beschreiben helle Zellen in den Kiemen von Mugil capito und Anguilla anguilla, die drei Wochen im Salzwasser lebten. Sie fanden diese Zellen immer in der Nähe von Chloridzellen. Ihr Mitochondriengehalt entsprach zwar dem von Chloridzellen, aber das Tubulussystem war weniger ausgebildet. Ausgeprägter war aber das rauhe endoplasmatische Retikulum. Möglicherweise haben SARDET et al. (1979) das rauhe endoplasmatische Retikulum zum Teil mit den Annulatae lamellae verwechselt, das sich dem rauhen endoplasmatischen Retikulum sehr ähnlich darstellt. Sie bezeichnen diese Zellen als "young chloride cells". PISAM (1981) stellt bei Lebistes reticulatus, die an Salzwasser angepaßt wurden, "new young chloride cells, the so-called adjacent cells" fest, die sich in der Nachbarschaft der Chloridzellen entwickeln. Diese "adjacent cells" werden bei Lebistes reticulatus im Süßwasser nicht beobachtet.

SHIRAI und UTIDA (1970) beschreiben bei Anguilla japonica nach Verbringen in Salzwasser die Ausbildung einer hellen Zelle. Sie tritt in drei Entwicklungsstadien auf, in denen die Mitochondrien häufiger und elektronendichter werden, die Zahl der Ribosomen abnimmt, das Tubulussystem aber schwach entwickelt bleibt. Diese Zellen sollen Vorstufen der späteren Chloridzellen darstellen.

Die Ergebnisse aus den eigenen Untersuchungen sowie die Befunde aus der Literatur bestätigen, daß die hellen Zellen, die nur bei Goldorfen, die der Salzlösung ausgesetzt waren, so häufig auftraten, mit großer Wahrscheinlichkeit sich entwickelnde Chloridzellen sind. Im Gegensatz zu PISAM (1981) konnten diese Vorstufen der Chloridzellen auch bei Goldorfen, die im Süßwasser gehalten wurden, beobachtet werden.

Zusammenfassend zeigt sich somit, daß bei gestiegener Salzkonzentration mehr helle Zellen auftreten. Trifft die Annahme zu, daß die hellen Zellen Vorstufen der Chloridzellen darstellen, dann kann daraus geschlossen werden, daß die gestiegene Salzkonzentration eine vermehrte Nachbildung von Chloridzellen nach sich zieht.

3. Sekundärlamellen

Die Sekundärlamellen der Goldorfe bestehen aus einem Netz anastomosierender Blutlakunen, dessen Gerüst und Begrenzung die Stützzellen (Pillarzellen) bilden. Als Barriere zur Außenwelt sitzt auf einer gut entwickelten Basalmembran das zweischichtige Epithel der Sekundärlamellen über den Blutlakunen.

3.1. Respiratorisches Epithel

SCHMID und MANN (1963), BROWN et al. (1968) beschreiben bei Salmo gairdneri, KUHN und KOECKE (1956) bei Carassius auratus, KRAUSE (1923) bei Esox lucius nur ein einschichtiges Epithel der Sekundärlamellen. MORGAN und TOVELL (1973), KENDALL und DALE (1979) und CHILMONCZYK und MONGE (1980) weisen dagegen bei Salmo gairdneri ebenso wie KARLSSON (1983) bei Brachydanio rerio ein

zweischichtiges Epithel wie bei der Goldorfe nach. Da die Epithelzellen sehr flache Zellausläufer bilden, ist es oft schwierig, die Zahl der Epithelschichten festzustellen, wenn keine Epithelzellkerne in der Schnittebene liegen. Die flachen Epithelzellkerne liegen bei der Goldorfe bevorzugt über dem Pillarzellkern. Auf diese Weise wird eine ungehinderte Sauerstoffdiffusion durch das Epithel der Sekundärlamellen gewährleistet, wie von HUGHES und GRIMSTONE (1965), NEWSTEAD (1967) und HUGES und WRIGHT (1970) bemerkt wird. Selbst bei luftatmenden Fischen wie Heteropneustes fossilis (Sackkiemer) ist diese Anordnung der Pillarzell- und Epithelzellkerne erhalten (HUGHES und MUNSHI, 1979). Die Epithelzellen der Goldorfe weisen an ihrer Oberfläche Zellausstülpungen auf, die nach HUGHES und MORGAN (1973) der Verankerung von Schleim dienen sollen. Zwischen den Epithelzellen der Sekundärlamellen können Lymphspalten beobachtet werden. In diesen Lymphspalten werden von NEWSTEAD (1967), SKIDMORE und TOVELL (1972) und HUGHES (1980) Leukozyten beschrieben. Erweiterte Lymphspalten, in denen Lymphozyten auftreten, wurden auch bei einer Anzahl Goldorfen in der Salzlösung beobachtet. Diese sollen einen Schutzmechanismus darstellen. SKIDMORE und TOVELL (1972) stellten erweiterte Lymphspalten an den Kiemen nach Einwirkung von Zinksulfat fest. Ihrer Meinung nach wirken erweiterte Lymphspalten als Schutzmechanismus gegen ein verändertes Umweltmilieu. Ebenso weisen sie wie HUGHES (1980) darauf hin, daß die Anwesenheit von Leukozyten an eine immunologische Bedeutung denken läßt. HUGHES und WRIGHT (1970) und HUGHES und MORGAN (1973) verweisen auf die bevorzugte Lage der Leukozyten und Makrophagen in den Lymphspalten zwischen dem schützenden Epithel der Sekundärlamellen. Würde sie in der entsprechenden Position auf den Sekundärlamellen sitzen wie die Makrophagen in den Alveolen der Lunge, so würden sie vom Wasserstrom weggespült werden.

3.2. Pillarzellen

Die Pillar- oder Stützzellen begrenzen mit ihren Zellausläufern die Blutkanäle der Sekundärlamellen der Goldorfe. Der Pillarzellkern kann in den verschiedensten Formen vorliegen und erscheint oft tief gelappt. Zwei Pillarzellen nebeneinander konnten bei

der Goldorfe nicht nachgewiesen werden. KENDALL und DALE (1979) beschreiben bei Salmo gairdneri zwei Pillarzellen, wobei der flache Kern der Pillarzelle II über dem runden Kern der Pillarzelle I liegt. Möglicherweise betrachten KENDALL und DALE (1979) dabei die Epithelzelle der innersten Epithelzellschicht als Pillarzelle II. Dies ist umso wahrscheinlicher, wenn die beiden Epithelzellschichten von einem Lymphspalt getrennt werden. Daneben besteht die Möglichkeit, daß der stark gelappte Pillarzellkern so angeschnitten wurde, daß der Eindruck von zwei Zellkernen entsteht. HUGHES (1980) weist in einer Abbildung daraufhin, daß der gelappte Pillarzellkern so getroffen werden kann, daß der Eindruck einer weiteren Endothelzelle entsteht. Nach HUGHES und GRIMSTONE (1965) soll das filamentöse Material in der Pillarzelle die Grundlage für die Kontraktilität darstellen. Auch bei der Goldorfe wurde filamentöses Material in der Pillarzelle festgestellt. Nach BETTEX-GALLAND und HUGHES (1973) besteht dieses Material aus actomyosinähnlichem kontraktilen Protein. Durch die kontraktile Fähigkeit könnte nach MORGAN und TOVELL (1973) eine zusätzliche Regelung des Blutflusses durch die Lakunen ermöglicht werden. Außerdem können Pillarzellen als Stütze zwischen den Epithelien ein Kollabieren der Blutlakunen verhindern (HARDER, 1975). Eine interessante Beobachtung machten CHILMONCZYK und MONGE (1980) bei Salmo gairdneri. Nach intrakardialer Injektion einer kolloidalen Kohlepartikelchenlösung und von Latexkügelchen wurden nach 2 Stunden die Kohlepartikelchen und nach 24 Stunden die Latexkügelchen im Zytoplasma der Pillarzelle festgestellt. Latex- und Kohlepartikelchen wurden im selben Verhältnis phagozytiert. In einigen phagozytierenden Pillarzellen wurden intracytoplasmatische dunkle Pigmentgranula beobachtet. CHILMONCZYK und MONGE (1980) zitieren dabei HUGHES und WRIGHT (1970), die auch dunkle endotheliale Granula im Zytoplasma der Pillarzellen beobachtet haben, die die Blutlakunen begrenzen. HUGHES und WRIGHT (1970) meinen in diesem Fall aber nicht die Pillarzellen, sondern die Endothelauskleidung des äußeren Randkanals, die den Weibel-Palade-Bodies ähnliche Einschlüsse aufweist. Hinweise auf Phagozytose wurden bei der Goldorfe nicht festgestellt.

3.3. Marginalkanal

Der distale Blutkanal oder Marginalkanal der Sekundärlamelle ist auch bei der Goldorfe von einem Endothel ausgekleidet, das osmiophile Einschlüsse beinhaltet, die den Weibel-Palade-Bodies (WEIBEL und PALADE, 1964) ähneln. Die Anwesenheit solcher Einschlüsse im Marginalkanal wird von HUGHES und WRIGHT (1970) bei einigen Teleosteern und Elasmobranchiern, von MORGAN und TOVELL (1973) bei Salmo gairdneri, von KARLSSON (1983) beim Zebrabärbling und von LAURENT und DUNEL (1976) beim Barsch, Aal und Regenbogenforelle erwähnt. Nach MORGAN und TOVELL (1973) weist der Marginalkanal bei Salmo gairdneri einen größeren Durchmesser auf wie auch bei der Goldorfe festgestellt wurde. Durch den größeren Durchmesser und durch die größere Dehnbarkeit, so MORGAN und TOVELL (1973), kann der Marginalkanal ein größeres Blutvolumen durchsetzen und so den Gasaustausch fördern. Nach HARDER (1975) soll der Marginalkanal die wichtige Funktion der Ausscheidung von "Abfallprodukten" des Stoffwechsels ausüben. Der bevorzugte Blutfluß, den BOOTH (1978), BOLAND und OLSON (1979) und HUGHES und PEYRAND (1982) an der Basis und am äußeren Rand der Sekundärlamellen feststellen, könnte aber auch noch eine andere wichtige statische Funktion erfüllen. Ein größerer Blutdurchsatz im Marginalkanal bewirkt für die Sekundärlamellen (aufgrund strömungschemischer Gesichtspunkte) eine stabile Lage gegenüber dem umgebenden Wasser. Ein Umkippen der Sekundärlamellen wird damit verhindert. Zusätzlich zur Endothelauskleidung bildet der größere Blutdurchsatz damit ein stabilisierendes Element für die Sekundärlamellen.

Über eine Besonderheit bezüglich der Endothelauskleidung berichten HUGHES und MUNSHI (1979) bei dem auch luftatmenden Kiemenschlitzaal (Amphipnous cuchia). Bei diesem Fisch sind alle Blutlakunen in den Sekundärlamellen mit Endothel ausgekleidet. Diese Modifikation mag als zusätzliche Stabilisierung für die Sekundärlamellen dienen, wenn sich der Fisch an der Luft befindet. Der Nachteil des größeren Weges wird durch die höhere O_2-Konzentration in der Luft ausgeglichen.

Die verklebten Sekundärlamellen, die bei den Goldorfen auftreten, die länger als 29 Stunden in der NaCl-Lösung verbracht haben,

traten unabhängig von der Fixationsmethode auf. Artefakte sind also weitgehend auszuschließen. Häufig waren so stark vergrößerte Chloridzellen in den angrenzenden Epithelien der aufeinanderfolgenden Sekundärlamellen die Ursache für die Verklebungen. Entzündungserscheinungen wurden dabei nicht beobachtet. In der Routinediagnostik treten Verklebungen nahezu regelmäßig in Verbindung mit Entzündungsvorgängen auf, so etwa bei Anwesenheit von Kiemenparasiten. Offensichtlich sind Verklebungen der Sekundärlamellen in einem geringen Umfang für den Organismus hinsichtlich der Sauerstoffversorgung noch tolerabel. Durch die verkleinerte Oberfläche wird aber auch gleichzeitig ein Schutz vor einer Überschwemmung mit Ionen geboten.

Die Kiemen stellen also nicht nur ein wichtiges Organ für den Gasaustausch dar, sondern auch für den Austausch von Ionen und organischer Substanzen (GIRARD und PAYAN, 1980). Durch die Bedeckung ihrer Oberflächen mit Schleim, dem immunologische Bedeutung zukommt (ROBERTS, 1978), stellen sie auch neben der Haut und dem Darm einen wichtigen Ort zur frühen Abwehr schädigender Vorgänge dar. Durch ihre oberflächliche Lage wirken sie als sensibles Organ und stellen den Angriffspunkt dar für im Wasser enthaltene schädigende Substanzen (KUHN und KOECKE, 1956; SKIDMORE, 1970; DREWETT und ABEL, 1983). Der Atemvorgang ist beim Fisch direkt in Reihe geschaltet und nicht parallel wie bei terrestrischen Tieren. Eine ähnliche optimale Lösung wurde bei den an Land lebenden Säugern erst wieder erreicht durch die Teilung in Lungen- und Körperkreislauf.

Abschließend soll noch die Wahl der Tötungsmethode begründet werden. Dabei wurde der schnellen Durchtrennung des Rückenmarks der Vorzug gegeben. Da die Kiemen als hauptsächliches Aufnahmeorgan für im Wasser gelöste Stoffe gelten, wurde auf die Anwendung des gebräuchlichen Anästhetikums MS 222^{R}-Sandoz (Tricain-Methan-Sulphonat-Lösung) verzichtet, um mögliche Auswirkungen auf die Morphologie der Kiemen und der Pseudobranchie auszuschließen. Daß das MS 222^{R} neben seiner Eigenschaft als Anästhetikum auch signifikante Auswirkungen auf die Blutparameter zeigt, beobachten SMIT et al. (1979) bei Untersuchungen an Cyprinus carpio, Sarotherodon mossambicus und Salmo gairdneri. SAUNDERS (1962) berichtet, daß durch das schnelle Dekapitieren die übermäßige Anreicherung von Schleim an den Kiemen vermieden wird.

B. Die Pseudobranchie

Die Spiracular-Pseudobranchie persistiert noch bei vielen Knochenfischen, ist aber nie respiratorisch tätig. Sie kann als freie, bedeckte oder eingebettete Pseudobranchie vorkommen. Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung erfährt die Pseudobranchie einen Funktionswechsel, und es entwickelt sich aus ihr die Paukenhöhle des Mittelohres der Tetrapoden (HARDER, 1964; HARDER, 1975; REMANE et al., 1980). Bei den Haien und Rochen (Knorpelfische) enthält das Spirakulum auf der Mundseite eine reduzierte, dem Mandibularbogen zugehörige Halbkieme. Die zuführende Kiemenarterie führt bereits arterielles Blut, so daß der spirakularen Kieme keine respiratorische Funktion mehr zukommt (ZISWEILER, 1976).

1. Grundstruktur

Wenn auch die makroskopische Erscheinung der Pseudobranchie der Goldorfe kaum noch an die Kiemen erinnert, so läßt sich ihre Abstammung von den Kiemen mikroskopisch nachweisen. Jedoch gibt es zahlreiche Veränderungen in der Morphologie der Pseudobranchie, die daraufhinweisen, daß die Pseudobranchie keine respiratorische Funktion mehr erfüllt.

Die Pseudobranchie der Goldorfe ist als bedeckte Pseudobranchie charakterisiert und hat keinen Kontakt mehr zum äußeren Milieu. Nach DUNEL und LAURENT (1973) sind bei Süßwasserfischen wie Salmoniden, Cypriniden und Esox lucius bedeckte Pseudobranchien ausgebildet. Bei Meeresfischen dagegen können noch ganz oder teilweise freie Pseudobranchien zu finden sein. MATTEY et al. (1978) haben die Pseudobranchie von Salmo gairdneri ebenfalls als bedeckte Pseudobranchie beschrieben. MÜLLER (1839) klassifiziert dagegen die Pseudobranchie der Gattung Leuciscus, Gobio und Abramis als freie kiemenartige Pseudobranchien. Leider gibt MÜLLER (1839) nicht an, um welche Art es sich handelt. Möglicherweise waren präparative Artefakte die Ursache für die Einordnung der Pseudobranchie von Leuciscus als freie Pseudobranchie. Bei Paraffinschnitten läßt sich das Zerreißen der zarten Gebilde zwischen den primären Pseudobranchiallamellen und den

sekundären Pseudobranchiallamellen oft nicht vermeiden und der Eindruck einer freien Pseudobranchie kann erweckt werden. Daneben berichtet aber auch HARDER (1975), daß die einzelnen Stadien der Bedeckung der Pseudobranchie in keinem Zusammenhang mit der systematischen Stellung der Arten stehen, bei denen sie angetroffen werden.

Alle primären Pseudobranchiallamellen treffen an einer Basis zusammen. Diese bindegewebige Basis ist reich vaskularisiert und mit markhaltigen Nerven versorgt. Zwischen den primären Pseudobranchiallamellen der Goldorfe konnten dagegen keine markhaltigen Nervenfasern festgestellt werden. Nach DUNEL und LAURENT (1973) begleiten bei Perca fluviatilis Bündel aus marklosen Nervenfasern die Knorpelgräte.

2. Gefäßversorgung

Das arterio-arterielle Blutgefäßsystem in der Pseudobranchie der Goldorfe setzt sich zusammen aus der afferenten Primärarterie, die die afferenten Sekundärarterien für die einzelnen primären Pseudobranchiallamellen abgibt. Nachdem das Blut die Lakunen durchflossen hat, wird es in den efferenten Sekundärarterien gesammelt, die dann in die efferenten Primärarterien münden. Eine entsprechende Gefäßversorgung beschreiben auch DUNEL und LAURENT (1973) bei den von ihnen untersuchten Fischen und MATTEY et al. (1980) bei Mugil capito und Dicentrachus labrax. Daneben ist in der Pseudobranchie der Goldorfe auch ein nutritives Gefäßsystem ausgebildet, das sich aus Arteriolen, Venolen und Lymphgefäßen zusammensetzt. Es ist in der Achse der Primärlamelle zu finden und sammelt sich an der Basis in der Pseudobranchialvene. Auch MÜLLER (1839) stellte schon fest, daß es neben "dem Gefäßsystem des Wundernetzes andere viel zartere Gefäße gibt, welche zur Ernährung dienen". MATTEY et al. (1980) stellen in ihren schematischen Darstellungen der Pseudobranchie von Mugil capito und Dicentrachus labrax einen "central venous sinus" dar, gehen aber im Text nicht darauf ein.

Charakteristische Endothelien und Endotheleinschlüsse werden,wie bei den Gefäßen der Kieme beschrieben, auch in den Gefäßen der Pseudobranchie festgestellt. Jedoch konnten keine den Weibel-Pa-

lade-Bodies ähnlichen Einschlüsse in den Randkanälen der sekundären Pseudobranchiallamellen beobachtet werden. Auch eine endotheliale Auskleidung konnte nicht festgestellt werden. Dies kann als Beleg dafür gewertet werden, daß der Marginalkanal bei der Pseudobranchie der Goldorfe nicht mehr die Funktion erfüllt wie in den Kiemen. Eine Stabilisierung ist auch wegen der Bedekkung mit Schleimhaut nicht erforderlich.

Lymphknoten oder lymphknotenähnliche Gebilde, wie sie GUPTA und MUNSHI (1968) bei Anabas testudineus, einem luftatmenden Fisch, beschreiben, konnten in der Pseudobranchie der Goldorfe nicht festgestellt werden.

Eine feine Knorpelgräte begleitet die afferente Sekundärarterie. Strukturen, die an quergestreifte Muskulatur wie in den Kiemen erinnern, sind nicht ausgebildet. Dies wird von RIESS (1881) und LEINER (1939) bestätigt.

3. Sekundäre Pseudobranchiallamellen

Die sekundären Pseudobranchiallamellen bestehen aus einem Netz von Blutlakunen, die von den Pillarzellen begrenzt werden. Auf die Pillarzellausläufer folgt die Basalmembran, auf der ein aus den für die Pseudobranchie typischen Epithelzellen bestehendes einschichtiges Epithel sitzt. Diese Grundstruktur ist den freien, den nur teilweise freien und den bedeckten Pseudobranchien gemein (MATTEY et al., 1978, 1980; HARB und COPELAND, 1969; MUNSHI und HUGHES, 1981).

Nach MAURER (1931) besitzen die sekundären Pseudobranchiallamellen der Forelle, Hecht und Schleie ein zweischichtiges Epithel. Da er mit Hilfe der Mallory-Färbung keine Bindegewebsfasern nachweisen konnte, schloß er daraus, daß die Zellen zwischen den angrenzenden sekundären Pseudobranchiallamellen keine Bindegewebszellen, sondern Epithelzellen darstellen. Auch LEINER (1938) beschreibt, daß ein "äußeres Epithel auf den azidophilen Zellen völlig fehlt". Er vermutet, daß die kleinen Kerne zwischen den sekundären Pseudobranchiallamellen vielleicht Reste von ihnen darstellen. DUNEL und LAURENT (1973) bezeichnen diese Zellen mit ihren langen Ausläufern als "cellules interlamellaires", die

Tonofibrillenbündel enthalten. Mit der Versilberung nach Gomori stellen sich diese Fasern zwischen den sekundären Pseudobranchiallamellen bei der Goldorfe deutlich argyrophil dar und charakterisieren sich damit als retikuläre Fasern. Bei der elektronenmikroskopischen Darstellung werden die langen Zellausläufer sichtbar, die sich zwischen die angrenzenden sekundären Pseudobranchiallamellen schieben. Im Gegensatz zu MAURER (1931) handelt es sich damit um ein echtes bindegewebiges Interstitium.

Lichtmikroskopisch präsentieren sich die Epithelzellen der Pseudobranchie als große unterschiedlich helle Zellen mit vielen dunklen Granula und einem großen Kern. In Kernnähe ist häufig eine Vakuole ausgebildet. Elektronenmikroskopisch sind die Pseudobranchialepithelzellen der Goldorfe charakterisiert durch ihr geordnetes und ausgeprägtes Tubulussystem und durch die zahlreichen Mitochondrien. Die helle Vakuole, die viele ribosomenähnliche Granula enthält, legt sich nahe an die Tubuli und an den Zellkern an. Dunklere und hellere Pseudobranchialepithelzellen sind anzutreffen. Diese könnten, ähnlich wie die Chloridzellen der Kiemen, unterschiedliche Entwicklungs- oder Funktionszustände darstellen. HARB und COPELAND (1969) beschreiben bei Paralichthys lethostigma, bei der eine freie Pseudobranchie ausgebildet ist, Pseudobranchialzellen und solche, die den Chloridzellen der Kiemen ähneln. NEWSTEAD (1971) vermutet dagegen, gestützt auf Untersuchungen der Chloridzellen der Kiemen von Oligocottus maculosus, daß sich die Chloridzellen der Kiemen zu Pseudobranchialzellen entwickeln, wenn der Fisch vom Salzwasser starker Konzentration in geringere Salzkonzentration gebracht wird. Wie jedoch die vorliegenden Untersuchungen an der Pseudobranchie der Goldorfe und die von DUNEL und LAURENT (1973) und HARB und COPELAND (1969) gezeigt haben, sind Pseudobranchialepithelzellen und Chloridzellen immer deutlich zu unterscheiden. Bei freien Pseudobranchien und solchen, die noch teilweise frei sind, sind zwei verschiedene Epithelzellen ausgebildet. Die Regionen, die noch Kontakt zum äußeren Milieu haben, weisen chloridzellähnliche Epithelzellen auf. An den Stellen, an denen die sekundären Pseudobranchiallamellen keinen Zugang zum umgebenden Milieu mehr haben, sind typische Pseudobranchialepithelzellen ausgebildet (HARB und COPELAND,1969:

Paralichthys lethostigma; DUNEL und LAURENT, 1973: Spondyliosoma, Diplodus, Smaris, Labrus, Atherina, Mugil; MATTEY et al., 1978: Osmerus esperlanus, Mugil capito). In der Pseudobranchie der Goldorfe sind in dieser Untersuchung nur Pseudobranchialepithelzellen beobachtet worden. Diese Beobachtung stimmt überein mit der Feststellung von DUNEL und LAURENT (1973), daß bedeckte Pseudobranchien nur Pseudobranchialepithelzellen aufweisen.

Im Gegensatz zu den Epithelzellen der Kiemen, welche sehr flach sind und deren Kerne regelmäßig über dem Pillarzellkern liegen, sind die Epithelzellen der Pseudobranchie wesentlich größer und der große Kern liegt oftmals über der Blutlakune. Dies deutet daraufhin, daß die Pseudobranchialepithelzellen ihre Bedeutung für den Gasaustausch eingebüßt haben, da im Vergleich zum Kiemenepithel die Strecke Wasser - Blutlakune wesentlich vergrößert ist. Ihre gute Ausstattung mit Zellorganellen zeigt jedoch, daß sie nicht funktionslos geworden sind.

Die festgestellten Veränderungen bei den Pseudobranchialepithelzellen der Goldorfen, die der 0,5%-igen NaCl-Lösung ausgesetzt waren, zeigen, daß sie offenbar in der Lage sind, Änderungen in der Salinität im umgebenden Milieu zu registrieren und darauf zu reagieren. Auffallende Veränderungen zeigten die Pseudobranchialepithelzellen nach fünf Stunden und vor allem nach acht Stunden. Bei einem Großteil wurden Mitochondrienschwellung und Membranaufrollungen, aufgebrochene Cristae mitochondriales und autophage Vakuolen festgestellt. MATTEY et al. (1978) beobachteten entsprechend bei Salmo gairdneri, die mehr als 36 Stunden an verschiedene NaCl-Konzentrationen von bis zu 6% angepaßt wurden, eine vakuolige Degeneration der Mitochondrien und des Zytoplasmas und das Aufbrechen der Zellmembran am Gefäßpol. Bei der Goldorfe wurden derartige Veränderungen, wie sie nach acht Stunden beobachtet wurden, später nicht mehr festgestellt. Nach 29 und 48 Stunden und nach 14 Tagen scheinen die Pseudobranchialepithelzellen zum Großteil vollbepackt mit parallel angeordneten Tubuli, zahlreichen Mitochondrien und Granula intramitochondralia. Dies zeigt, daß bereits in den ersten Stunden die erhöhte NaCl-Konzentration registriert worden ist. Die aufgetretenen Veränderungen sind als Reaktion auf das veränderte Milieu zu werten. Möglicherweise waren die Zellen schon nach kurzer Zeit aufgrund der gestiegenen

übermäßigen Aktivität überfordert. Die Erholung der Zellen und ihre gestiegene Aktivität nach einer kurzen Übergangsphase läßt darauf schließen, daß die NaCl-Lösung nicht toxisch auf die Pseudobranchialepithelzellen gewirkt hat, sondern gleichsam als Aktivierungsfaktor. Die festgestellte Degeneration ist damit als die Folge einer erhöhten Zellmauserung anzusprechen.

Nach DENDY et al. (1973a und b) ist ein Großteil der Na^+,K^+-ATPase im Tubulussystem der Zelle lokalisiert. Die Na^+,K^+-ATPase zeigt eine starke Abhängigkeit zum Verhältnis der Na^+- und K^+-Ionenkonzentration. Wenn die Na^+,K^+-ATPase die Ionenpumpe darstellt, so vermuten DENDY et al. (1973a), dann muß sie in der Zellmembran lokalisiert sein. Durch fraktioniertes Zentrifugieren konnten sie feststellen, daß ein Großteil der Na^+,K^+-ATPase im Tubulussystem der Pseudobranchialepithelzellen lokalisiert ist. Nach PHILPOTT (1980) steht das Tubulussystem mit der Zellmembran in offener Verbindung. Nach seiner Theorie sollte deshalb die Gesamtheit der Tubuli nicht als glattes endoplasmatisches Retikulum angesprochen werden, da dieses keine Verbindung zur Zellmembran hat. Nach PHILPOTT (1980) sind die Tubuli Invaginationen der Zellmembran. Diese Ausführungen erklären damit auch die Beobachtung, daß bei gestiegener NaCl-Konzentration eine Vermehrung des Tubulussystems auftritt, woraus eine gestiegene Na^+,K^+-ATPase-Aktivität resultiert. Auch die Zunahme der Mitochondrien und der Granula intramitochondralia weist auf einen gestiegenen ATP-Verbrauch und eine vermehrte Enzymproduktion hin. Aus dieser Sicht könnte die Pseudobranchie eine Funktion bei der Osmolaritätsanpassung der Ionenregulation bei euryhalinen Fischen, zu denen auch die Goldorfe gehört, erfüllen. Während die Kiemen an der direkten Regulation beteiligt sind, könnte die Pseudobranchie, da sie keine Ausscheidungsoberfläche hat, indirekt auf endokrinem Weg Einfluß auf Osmolarität und Ionenregulation nehmen.

Unklar bleibt weiterhin die Funktion der Vakuole, die unabhängig von Fixationsmethoden und Haltungsbedingungen meist in Kernnähe in einem Teil der Pseudobranchialepithelzellen anzutreffen war. Der Inhalt dieser Vakuole ist elektronenlicht und feine ribosomenähnliche Granula sind neben amorphem Material gleichmäßig darin verteilt. Die PAS-Reaktion zur Prüfung auf Kohlehydrate ergab

ein negatives Resultat, ebenso wie die Mucikarmin-Färbung. Jedoch ist bekannt (KUHN, 1983), daß diese Färbung beim Fisch keine guten Ergebnisse liefert. Weitere histochemische Reaktionen müssen daher herangezogen werden, um den Inhalt der Vakuole bestimmen zu können. Bisher wurde nur von LEINER (1938) auf die Vakuole hingewiesen. Aus seiner Beschreibung ist zu schließen, daß die "Blasen" den in dieser Untersuchung beobachteten Vakuolen entsprechen. Er gibt an, daß die normalerweise schon oft "blasigen" Zellen der Pseudobranchie beim Seepferdchen besonders stark blasig waren, wenn sie in Wasser mit einem kurzzeitig erhöhten Kohlensäuredruck kurze Zeit geatmet hatten. Auch bei Sargus annularis (Ringelbrasse) mit freier Pseudobranchie und beim Hecht mit bedeckter Pseudobranchie stellte LEINER (1938) eine "blasige" Beschaffenheit des peripheren Zytoplasmas der Pseudobranchialepithelzellen fest. Eine Erklärung für das Vorkommen dieser "Blase" fand er nicht. Möglicherweise stapelt diese Vakuole Sekretionsprodukte der Pseudobranchialepithelzellen, da sie enge Verbindungen zu dem Tubulussystem aufweist.

Neben den Pseudobranchialepithelzellen wurden in der bindegewebigen Achse, an der Basis und im Schleimhautüberzug bei der Pseudobranchie der Goldorfe Stäbchenzellen beobachtet. Auch MATTEY et al. (1979) beschreiben das Vorkommen von Stäbchenzellen bei Dicentrachus labrax, einem Meeresfisch mit freier Pseudobranchie. Im Gegensatz zu den Kiemen, wo sie keine Rodletzellen im respiratorischen Epithel beobachten können, beschreiben sie Rodletzellen in der Pseudobranchie an den Kanten der primären Pseudobranchiallamellen und zwischen den benachbarten sekundären Pseudobranchiallamellen. In den sekundären Pseudobranchiallamellen wurden sie von den Blutlakunen durch die Pseudobranchialepithelzellen oder chloridzellähnlichen Zellen und durch die Basalmembran getrennt. Auf den sekundären Pseudobranchiallamellen der Goldorfe wurden in keinem Fall Rodletzellen beobachtet, unabhängig von den Haltungsbedingungen. Offenbar ist die unterschiedliche Ausbildung zwischen freier und bedeckter Pseudobranchie der Grund für das unterschiedliche Vorkommen der Rodletzellen. Wie in den Kiemen fehlt auch bei der Pseudobranchie jeder Hinweis auf pathologische Veränderungen in der Umgebung der Stäbchenzellen.

Deutlich von den Stäbchenzellen zu unterscheiden waren die Schleimzellen, die im Schleimhautüberzug der Pseudobranchie auf der branchialen Seite häufig anzutreffen waren. Bei Dicentrachus labrax, der eine freie Pseudobranchie besitzt, sind die Schleimzellen dagegen häufiger auf der operkularen Seite ausgebildet (MATTEY et al., 1980).

"Mastzellen", die bei der Pseudobranchie der Goldorfe im Schleimhautüberzug beobachtet wurden, sind bisher bei keiner Pseudobranchie beschrieben worden. Interessant wäre zu wissen, ob diese sich hinsichtlich des Vorkommens bei freien Pseudobranchien ähnlich wie die Rodletzellen verhalten und auch in den sekundären Pseudobranchiallamellen vorkommen.

4. Aufgabe und Funktion der Pseudobranchie

Die Aufgabe und Funktion der Pseudobranchie wird kontrovers diskutiert. Aufgrund ihrer Lage im Bezug zur Blutversorgung des Auges vermuten PARRY und HOLLIDAY (1960), daß die Pseudobranchialepithelzellen eine Substanz "P" produzieren, die zur Chorioidea des Auges transportiert wird und von dort in den allgemeinen Kreislauf. Diese Substanz soll die Fähigkeit haben, die Chromatophoren zu stimulieren und zusammen mit anderen hormonellen Mechanismen soll sie die helle und dunkle Erscheinung des Fischkörpers bestimmen. PARRY und HOLLIDAY (1960) haben jedoch bei ihren Untersuchungen die Blutversorgung zum Auge unterbrochen. Möglicherweise führte dies zu einer Erblindung der Fische und sie erscheinen dunkel. Und außerdem bleibt die Frage offen, wo die Fische, die keine Pseudobranchie haben, diese Substanz "P" produzieren.

Nach LEINER (1939) steht die Pseudobranchie in Beziehung mit dem Gasstoffwechsel der Retina. Die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen lassen keinen Zusammenhang in dieser Richtung erkennen.

MAURER (1931) weist darauf hin, daß die sekundären Pseudobranchiallamellen bei vielen Fischen die direkte Beziehung zur freien Oberfläche verloren haben und nur mehr eine direkte Beziehung zum Blut hat, von dem sie Stoffe entnehmen und an das sie Stoffe abgeben können. In diesem Verhalten der Pseudobranchie sieht MAURER (1931) Anhaltspunkte für ein "inkretorisches epithelogenes Organ".

Nach ROBERTS (1978) hat die Pseudobranchie wahrscheinlich die Fähigkeit, das arterielle Blut auf den hydrostatischen Druck, Na^+-Ionen, osmotischen Druck, pH und CO_2-Druck zu überprüfen. Ebenso steht sie über den Blutfluß mit der Chorioidea des Auges in Verbindung.

Die Funktion der Pseudobranchie, die nur bei Fischen vorkommt, bleibt ungeklärt. Beim Säuger hat sich aus der Pseudobranchie die Paukenhöhle des Mittelohres entwickelt, welche als Schallweg funktioniert, aber keine endokrinen oder sekretorischen Aufgaben erfüllt. Es ist nicht bekannt, ob Teile der Pseudobranchie in andere Systeme übernommen werden. Möglicherweise ist sie bei den terrestrischen Lebewesen nicht mehr erforderlich. Die Versuchsergebnisse bei der Pseudobranchie der Goldorfe zeigen, daß sie auf veränderte Na^+- und Cl^--Ionenkonzentration reagiert. Vielleicht erfüllt die Pseudobranchie eine wichtige Funktion bei euryhalinen Fischen, zu denen auch die Goldorfe gehört, indem sie die sich verändernden Umweltbedingungen bei der Wanderung der Fische registriert und entsprechende Schritte einleitet, diese zu bewältigen.

VI. Zusammenfassung

Die Morphologie der Kiemen und der Pseudobranchie von einjährigen Goldorfen (Leuciscus idus) wurde licht- und elektronenmikroskopisch untersucht. Die Fische wurden bei verschiedenen Wassertemperaturen gehältert. Zusätzlich wurde der Einfluß von 0,5% NaCl im Wasser nach unterschiedlichen Zeiten untersucht. Der Einfluß verschiedener Haltungsbedingungen und deren Auswirkungen auf die Morphologie und Funktion der Kiemen und der Pseudobranchie wurde untersucht und diskutiert.

A. Kiemen

1. Bei der Goldorfe sind auf jeder Seite vier Kiemenbögen ausgebildet. Jeder Kiemenbogen (Holobranchie) trägt zwei Reihen von alternierend angeordneten Primärlamellen (orale und aborale Hemibranchien). Jede Primärlamelle wird von einer knorpeligen Kiemengräte gestützt und von Adduktor- und Abduktormuskeln bewegt. Das Epithel der Primärlamellen ist mehrschichtig und besteht aus folgenden Zelltypen: Kiemenepithelzellen, helle und dunkle Chloridzellen, "Mastzellen", Stäbchenzellen, "osmiophile Zellen" und "helle Zellen". Die letzten beiden Zelltypen wurden bisher noch bei keiner Fischart beschrieben.
2. Jede Primärlamelle trägt auf ihrer unteren und oberen Seite parallele epitheliale Fältchen, die Sekundärlamellen. Sie bilden die eigentliche Atemoberfläche. Der Gas- und Ionenaustausch findet über Blutlakunen der Sekundärlamellen statt, die von Pillarzellausläufern begrenzt und gestützt werden. Lediglich der Marginalkanal der Sekundärlamellen wird von Endothel ausgekleidet, das osmiophile Granula (Weibel-Palade-bodies) enthält. Eine Basalmembran trennt Pillarzellen und zweischichtiges respiratorisches Epithel. Chloridzellen und "helle Zellen" kommen in den Sekundärlamellen vor allem bei salzwasseradaptierten Goldorfen vor.
3. In den Kiemen der Goldorfe sind zwei Blutsysteme ausgebildet. Ein arterio-arterielles oder respiratorisches Blutgefäßsystem, das sich aus den afferenten und efferenten Kiemenblattarterien

und den afferenten und efferenten Kiemenfaltenarteriolen zusammensetzt. Daneben besteht ein nichtrespiratorisches nutritives Gefäßsystem mit einem arteriovenösen Gefäßsystem und einem Lymphgefäßsystem.

4. In den Endothelzellen von Kiemenblattarterien, Kiemenfaltenarteriolen und Lymphgefäßen werden osmiophile Granula angetroffen (Weibel-Palade-bodies).

5. Der Einfluß von Salzwasser äußert sich morphologisch folgendermaßen:
   Zunahme der Anzahl der "hellen Zellen" und der Chloridzellen;
   Volumenvergrößerung sowie Vermehrung der Mitochondrien, Granula intramitochondralia und des Tubulussystems der Chloridzellen;
   Bildung apikaler Höhlen in den Chloridzellen;
   Verklebung einiger Sekundärlamellen;
   mikrovilliartige Oberflächendifferenzierungen der Epithelzellen, bedeckt von feinem, filamentösem Material.

6. Ein Temperaturwechsel zeigt keine erkennbaren Veränderungen.

B. Pseudobranchie

1. Die Goldorfe hat eine bedeckte Pseudobranchie, die von einer Schleimhautschicht überzogen ist. Sie liegt an der Innenseite des Kiemendeckels und hat keinen Kontakt zum Wasser. In ihrem Aufbau gleicht sie den Kiemen.

2. Die primären Pseudobranchiallamellen, die von einer zarten Knorpelgräte gestützt werden, und die sekundären Pseudobranchiallamellen sind miteinander verschmolzen. Die Primärlamellen der Pseudobranchie treffen sich an der Stelle eines Kiemenbogens in einer bindegewebigen Basis, in der zahlreiche Arterien, Venen, Lymphgefäße und Nerven eingebettet sind.

3. In der primären Pseudobranchiallamelle sind zwei getrennte Blutgefäßsysteme ausgebildet. Ein arterio-arterielles, das die afferente und efferente Primärarterie, die afferenten und efferenten Sekundärarterien und die Blutlakunen umfaßt. Daneben existiert ein nutritives Gefäßsystem mit kleinen Arterien, Venen und Lymphgefäßen, die in die Pseudobranchialvene münden.

4. Die sekundären Pseudobranchiallamellen bestehen aus Blutlakunen, die von Pillarzellausläufern begrenzt werden. Die typischen Pseudobranchialepithelzellen sind charakterisiert durch ihren Mitochondrienreichtum und ihr geordnetes paralleles Tubulussystem. Eine helle Vakuole wird in Kernnähe oftmals angetroffen. Helle und dunkle Pseudobranchialepithelzellen können unterschieden werden.

5. Pseudobranchialepithelzellen der Goldorfen aus der Salzlösung zeigten eine Zunahme der Anzahl der Mitochondrien und des Tubulussystems.

6. Schleimzellen und "Mastzellen" werden im Schleimhautüberzug der Pseudobranchie beobachtet. Stäbchenzellen kommen an der Basis der Pseudobranchie in Gefäßnähe vor.

Summary

Light- and electronmicroscopical studies on gills and pseudobranch of the golden orfe (Leuciscus idus).

The structure of the gills and pseudobranch of one year old golden orfes was studied. The fish were kept at different water temperatures. Furthermore the influence of 0,5% NaCl in the tank water was examined after different intervals. The influence of different housing conditions with their effects on morphology and function of the gills and pseudobranch of the golden orfe was studied and discussed.

A. Gills

1. On both sides there are four gill arches. These holobranches have two hemibranches consisting of an oral and aboral row of primary lamellae. Each primary lamella is supported by a cartilaginous gill rod and is moved by adductor- and abductor muscles. The multilayered epithelium of the primary lamellae consists of several different cell types including epithelial cells, light and dense chloride cells, "mast cells", rodlet cells, "osmiophilic cells" and "light cells". The last two cell types have not been described yet in fish.
2. Secondary lamellae arise as epithelial folds on the upper and lower surfaces of each primary lamella. They form the respiratory surface. Exchange of gas and ions takes place via the blood lacunae of the secondary lamellae. The blood lacunae are delimited and supported by pillar cells. Only the marginal channel of the secondary lamellae is bordered by endothelia containing osmiophilic bodies (Weibel-Palade-bodies). A basement membrane separates the pillar cells from the double layer of respiratory epithelial cells. Chloride cells and "light cells" also occur in the secondary lamellae, especially in salt water adapted golden orfes.

3. Two blood pathways exist in the gills of the golden orfe. The arterio-arterial or respiratory pathway includes afferent and efferent filamental arteries, afferent and efferent lamellar arterioles and blood lacunae. The non-respiratory nutritive pathway consists of an arterio-venous and a lymphatic system.

4. Filamental arteries, lamellar arterioles and lymph vessels are build by endothelia showing numerous dense osmiophilic bodies (Weibel-Palade-bodies).

5. The influence of saltwater includes the following alterations:
   Increase in the nummber of "light cells" and chloride cells;
   increase in the volume of the chloride cells caused by multiplication of mitochondria, granula intramitochondralia and the branched tubular network;
   development of apical pits in the chloride cells;
   fusion of some secondary lamellae;
   microvilli-like extensions of the cell surface of epithelial cells covered with a fine filamentous coat.

6. Variation in temperature did not induce morphological changes.

B. Pseudobranch

1. The pseudobranch is homologous to the spiracular gills of the Elasmobranchii. The pseudobranch of the golden orfe is covered by a mucous membrane. It is situated on the inner side of the gill cover and has no contact with the water. Its architecture resembles that of the gills.

2. The primary lamellae which are supported by a delicate gill rod and the secondary lamellae are fused together. The primary lamellae of the pseudobranch meet in the place of a gill arch at a basis of connective tissue in which numerous small arteries, veins, lymph vessels and nerves are embedded.

3. In the primary lamella there are two separate blood pathways. An arterio-arterial including the afferent and efferent primary artery, the afferent and efferent secondary arteries and

the blood lacunae. A nutritive system with small arteries, veins and lymph vessels which drain into the pseudobranchial vein.

4. The secondary lamellae of the pseudobranch are formed by blood lacunae lined by pillar cell flanges. The pseudobranch-type cells are rich in mitochondria and parallel tubules which are orderly arranged. A light vacuole is sometimes seen near the nucleus. Light and dense pseudobranch-type cells ocur.

5. In pseudobranch-type cells of salt-water adapted golden orfes there is an increase of the number of the mitochondria and of the tubular system.

6. Mucous cells and "mast cells" are seen in the epithelial layer covering the pseudobranch. Rodlet cells are observed at the basis of the pseudobranch near the blood vessels.

VII. Literaturverzeichnis

Acrivo, L. (1938): Beobachtungen über die Morphologie und Struktur der Kiemenlamellen der Ganoiden.
Bull. soc. St. Cluj. 9, 9-31 (zitiert nach Harder, 1964)

Al-Hussaini, A.H. (1949): On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to differences in their feeding habits: Anatomy and histology.
Quart. J. Microsc. Sci. 90, 109-139

Al-Kadhomiy, N.K. (1984): Vascular pathways in the gill filaments of the flounder, Platichthys flesus L.
J. Fish Biol. 24, 105-114

Baker, J.T.P. (1969): Histological and electron microscopical Observations on copper poisoning in the winter flounder. (Pseudopleuronectes americanus)
J. Fish. Res. Bd. Can. 26, 2785-2793

Barber, D.L. and J.E. Westermann (1978): Observations on development and morphological effects of histamine liberator 48/80 on PAS-negative granular leucocytes and heterophils of Catostomus commersoni.
J. Fish Biol. 13, 563-573

Bertin, L. (1944): Modifications proposées dans la nomenclature des écailles et des nagoires.
Bull. Soc. Zool. France, Paris 69, 198-202 (zitiert nach Harder, 1964)

Bettex-Galland, M. and G.M. Hughes (1973): Contractile filamentous material in the pillar cells of fish gills.
J. Cell Science 13, 359-370

Bevelander, Gerrit (1935): A comparative study of the branchial epithelium in fishes, with special reference to extrarenal excretion.
J. of Morphology 57, 335-348

Bierther, M. (1970): Die Chloridzellen des Stichlings.
Z. Zellforsch. 107, 421-446

Biétrix, E. (1895): Étude de quelques faits relatifs à la morphologie générale du système circulatoire à propos au réseau branchial des poissons.
Thèse de Faculté de Medicine, Paris (zitiert nach Hughes, G.M. und M. Morgan, 1973)

Bijtel, J.H. (1949): The structure and the mechanisms of movement of gill-filaments in teleostei.
Arch. Neerl. Zool. 8, 1-22

Binet, L., Verne, J. (1931): Observations histiophysiologiques sur les branchies des poissons osseaux.
J. Physiol. Path. Gén. 29, 689-694

Boland, E.J., Olson, K.R. (1979): Vascular organisation of the catfish gill filament.
Cell and Tiss. Res. 198, 487-500

Bolton, L.L. (1933): Basophil (mast) cells in the alimentary canal of Salmonids.
J. Morph. 54, 549-578

Booth, J.H. (1978): Circulation in trout gills: the relationship between branchial perfusion and the width of the lamellar blood space.
Can. J. of Zool. 57, 2183-2185

Boyd, R.B., De Vries, A.L., Eastman, J.T., Johns, L.W., Pietra, G.G. (1979): Fine structure of gills from high latitude fishes - a comparative study.
"37th Ann. Proc. Microscopy Soc. Amer." San Antonio, Texas, G.W. Bailey (ed.)

Boyd, R.B., De Vries, A.L., Eastman, J.T., Pietra, G.G. (1980): The secondary lamellae of the gills of cold water (high latitude) teleosts.
Cell Tiss. Res. 213, 361-367

Brown, V.M., Mitrovic, V.V., Stark, G.T.C. (1968): Effects of chronic exposure to zinc on toxicity of a mixture of detergent and zinc.
Wat. Res. 2, 255-263

Brown, C.E. and B.S. Muir (1970): Analysis of ram ventilation in fish gills with application to skipjack tuna, Katsuwonus pelamis.
J. Fish Res. Bd. Can. 27, 1637-1652

Broussonet, A. (1785): Mémoire pour servir à l'histoire de la Respiration des Poissons.
Mém. Acad. Roy. Sc., Paris 174-196 (zitiert nach Dunel und Laurent, 1973)

Bucher, O. (1977): Cytologie, Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen.
Huber Verlag, Bern

Byczkowska-Smyk, W. (1958): The respiratory surface of gills in teleosts. 2. The respiratory surface of the gills in the eel (Anguilla anguilla), the loach (Misgurnus fossilis) and the perch-pike (Lucioperca lucioperca).
Acta biol. cracov. 1, 83-97

Byczkowska-Smyk, W. (1959a): The respiratory surface of gills in teleosts. 3. The respiratory surface of the gills in the tench (Tinca tinca), the silver bream (Blicca bjoerka), and the chondrostoma (Chondrostoma nasus).
Acta biol. cracov. 2, 73-87

Byczkowska-Smyk, W. (1959b): The respiratory surface of gills in teleosts. 4. The respiratory surface of the gills in the pike (Esox lucius), stone-perch (Acerina cernua L.),and burbot (Lota lota L.).
Acta biol. cracov. 2, 113-126

Cameron, J.N. (1974): Evidence for the lack of by-pass shunting in the teleost gills.
J. Fish. Res. Bd. Can. 31, 211-213

Campagna, C.G., Cech, J.J. (1981): Gill ventilation and respiratory effiency of Sacramento blackfish, Orthodon microlepidotus Ayres, in hypoxic environments.
J. Fish Biol. 19, 581-591

Chilmonczyk, S., Monge, D. (1980): Rainbow trout gill pillar cells: Demonstration of inert particle phagocytosis and involvement in viral infection.
J. of the Reticuloend. Soc. 28, No. 4, 327-332

Coleman, R., Yaron, Z. and Z. Ilan (1977): An ultrastructural study of the mitochondria-rich 'chloride' cells from the gills of freshwater and seawater-adapted Tilapia aurea subjected to a pesticide.
J. Fish Biol. 11, 589-594

Copeland,D.E. (1948): The cytological basis of chloride transfer in the gills of Fundulus heteroclitus.
J. Morphology 82, 201-227

Copeland, D.E. (1951): Function of glandular pseudobranch in teleosts.
Am. J. Physiology 167, 775

Copeland, D.E. and A.J. Dalton (1959): An association between mitochondria and the endoplasmatic reticulum in cells of the pseudobranch gland of a teleost.
J. Biophys. and Biochem. Cytol. 5, 393-395

Davis, J.C. and J.N. Cameron (1971): Water flow and gas exchange at the gills of rainbow trout, Salmo gairdneri.
J. exp. Biol. 54, 1-18

Demoll, Maier, Wundsch (1964): Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, "Atmungsorgane" Bd.II.
Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart

Dendy, L.A., Deter, R.L., Philpott, C.W. (1973a): Localization of Na^+,K^+-ATPase and other enzymes in teleost pseudobranch. I. Biochemical characterization of subcellar fractions.
J. of Cell Biol. 57, 675-688

Dendy, L.A., Philpott, C.W., Deter, R.L. (1973b): Localisation of Na^+,K^+ATP-ase and other enzyms in teleost pseudobranch. II. Morphological characterization of intact pseudobranch, subcellar fractions and plasma membrane substructure. J. Cell Biol. 57, 689-703

Dorson, M. (1981): Role and characterization of fish antibody. Int. Symp. on Fish Biologics: Leetown, W.Va. Develop. biol. Standard. 49, 307-319

Doyle, W.L. and F.H. Epstein (1972): Effects of cortisol treatment and osmotic adaption on the chloride cells in the eel, Anguilla rostrata. Cytobiologie 6, 58-73

Doyle, W.L. and D. Gorecki (1961): The so-called chloride cell of the fish gill. Physiol. Zool. 34, 81-85

Drewett, N. and P.D. Abel (1983): Pathology of lindane poisoning and hypoxia in the brown trout, Salmo trutta L. J. Fish Biol. 23, 373-384

Dunel, S., Laurent, P. (1973): Ultrastructure comparée de la pseudobranchie chez les téléostéens marins et d'eau douce. J. Microscopie 16, 53-74

Duthie, E.S. (1939): The origin development and function of the blood cells in certain marine teleosts; I. Morphology J. Anat. 73, 396-412

Duvernoy, M. (1839): Du méchanisme de la respiration dans les poissons. Ann. des sciences naturelles, Sec. série, Tome 12 (zitiert nach Bijtel, 1949)

Ellis, A.E. (1976): Leucocytes and related cells in the plaice, Pleuronectes platessa. J. Fish Biol. 8, 143-156

Ellis, A.E. (1977): The leucocytes of fish: A review.
J. Fish Biol. 11, 453-491

Ellis, A.E. (1978): The immunology of teleosts. In Fish pathology, London 1978, p. 92-105

Evans, D.H. (1980): Kinetic studies of ion transport by fish gill epithelium.
Am. J. Physiol. 238, 224-230

Farrell, A.P. (1980): Vascular pathways in the gills of ling cod Ophiodon elongatus.
Can. J. Zool. 58, 796-806

Farrell, A.P., Sobin, S.S., Randall, D.J. and S. Crosby (1980): Intralamellar blood flow patterns in fish gills.
Am. J. Physiol. 239, 428-436

Faussek, G. (1902): Beiträge zur Histologie der Kiemen bei Fischen und Amphibien.
Archiv Mikr. Anat. 60, 157

Fawcett, D.W. (1973): Atlas zur Elektronenmikroskopie der Zelle.
Verlag Urban und Schwarzenberg, München, Berlin, Wien

Fearnhead, E.A. and B.C. Fabian (1971): The ultrastructure of the gill of *Monodactylus argenteus* (an euryhaline teleost fish) with particular reference to morphological changes associated with changes in salinity.
S. Afr. Ass. Mar. Biol. Res., Oceanogr. Res. Inst. Investigational Report No. 26, 36 p. (zitiert nach Leino, 1974)

Flood, M.T., Nigrelli, R.F., Gennaro, J.F. (1975): Some aspects of the ultrastructure of the "Stäbchendrüsenzellen", a peculiar cell associated with the endothelium of the bulbus arteriosus and with other fish tissues.
J. Fish Biol. 7, 129-138

Fromm, P.O. (1974): Circulation in trout gills; presence of "blebs" in afferent filamental vessels.
J. Fish. Res. Bd. Can. 31, 1793-1796

Girard, J.P., Payan, P. (1980): Ion exchanges through respiratory and chloride cells in freshwater- and seawater-adapted teleosteans.
Am. J. Physiol. 238, R260-R268

Goswami, S.V., Parwez, J. and B.J. Sundaraj (1983): Some aspects of osmoregulation in a stenohaline freshwater catfish, Heteropneustes fossilis (Bloch) in different salinities.
J. Fish Biol. 23, 475-487

Gray, I.E. (1954): Comparative study of the gill area of marine fishes.
Biol. Bull. mar. biol. lab., Woods Hole 107, 219-225

Gupta, J.P., Munshi Datta, J.S. (1968): The structure of pseudobranch of Anabas testudineus (Bloch).
Zool. Anz. 180, 130-139

Harb, J.M., Copeland, D.E. (1969): Fine structure of the pseudobranch of the flounder, Paralichthys lethostigma.
Z. Zellforsch. 101, 167-174

Harder, W. (1964): Anatomie der Fische. In R. Demoll und Maier, H.N., Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, Bd.II.
Schweizerbarth'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart

Harder, W. (1975): Anatomy of Fishes, Stuttgart 1975, Schweizerbarth'sche Verlagsbuchhandlung

Heitz, Ph. (1977): Endokrines System des Magendarmtraktes und der Respirationsorgane, in: Verhandlungen der Deutschen Gesellschaft für Pathologie, 61. Tagung
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York

Hildemann, W.H. (1974): Some new aspects in immunological phylogeny.
Nature 250, 116-120

Holliday, F.G.T., Parry, G. (1962): Electron-microscopic studies of the acidophil cells in the gills and pseudobranch of fish.
Nature 193, 192

Hootman, S.R., Philpott, Ch.W. (1980): Accessory cells in teleost branchial epithelium.
Am. J. Physiol. 238, R199-R206

Hossler, F.E. (1980): Gill arch of the mullet, Mugil cephalus, III. Rate of response to salinity change.
Am. J. Physiol. 238, R160-164

Hughes, G.M. (1960): A comparative study of gill ventilation in marine teleosts.
J. exp. Biol. 37, 28-45

Hughes, G.M. (1966): The dimension of fish gills in relation to their function.
J. exp. Biol. 45, 177-195

Hughes, G.M. (1970): Morphological measurements on the gills of fishes in relation to their respiratory function.
Folia Morph. Praha 18, 78-95

Hughes, G.M. (1980): Ultrastructure and morphometry of the gills of Latimeria chalumnae and a comparison with the gills of associated fishes.
Proc. R. Soc. Lond. B. 208, 309-328

Hughes, G.M. and A.V. Grimstone (1965): The fine structure of the secondary lamellae of the gills of Gadus pollachius.
Quart.J. Microsc. Sci. 106, 343-353

Hughes, G.M. and A.K. Mittal (1980): Structure of the gills of Barbus sophor (Ham), a cyprinid with tertiary lamellae.
J. Fish Biol. 16, 461-467

Hughes, G.M. and M. Morgan (1973): The structure of fish gills in relation to their respiratory function.
Biol. Review 48, 419-475

Hughes, G.M., Datta Munshi, J.S. (1979): Fine structure of the gills of some indian air-breathing fishes.
J. Morph. 160, 169-194

Hughes, G.M. and C. Peyraud (1982): Physiological evidence for the occurrence of pathways shunting blood away from the secondary lamellae of eel gills.
J. exp. Biol. 98, 277-288

Hughes, G.M. and D.E. Wright (1970): A comparative study of the ultrastructure of the water-blood-pathway in the secondary lamellae of teleost and elasmobranch fishes - benthic forms.
Z. Zellforsch. 104, 478-493

Humphrey, J.H. and G.R. White (1971): Kurzes Lehrbuch der Immunologie.
Georg Thieme Verlag Stuttgart

Johansen, K. (1970): Airbreathing in Fishes.
in Fish Physiol. IV, Academic Press, New York, London

Karlsson, L. (1983): Gill morphology in the zebra fish, Brachydanio rerio (Hamilton-Buchanan).
J. Fish Biol. 23, 511-524

Karnaky, K.J. (1980): Ion-secreting epithelia: chloride cells in the head region of Fundulus heteroclitus.
J. Am. J. Physiol. 238, R185-198

Karnaky, K.J., Ernst, A.S., Philpott, W.C. (1976): Teleost chloride cell: I. Response of pupfish, Cyprinodon variegatus. Gill Na-,K-ATPase and chloride cell fine structure to various high salinity environments.
J. Cell Biol. 70, 144-156

Kendall, M.W. and J.E. Dale (1979): Scanning and transmission electron microscopic observations of rainbow trout gills (Salmo gairdneri).
J. Fish. Res. Board Can. 36, 1072-1079

Kessel, R. and H. Beams (1962): Electron microscopic studies on the gill filaments of Fundulus heteroclitus from seawater and freshwater with special reference to the ultrastructural organization of the "chloride cell".
J. ultrastruct. Res. 4, 77-87

Keys, A. and E.N. Willmer (1932): Chloride secreting cells in the gills of fishes, with special reference to the common eel. J. Physiol. 76, 368-378

Krause, R. (1923): Mikroskopische Anatomie in Einzeldarstellungen 7. Die Atemorgane; Band IV; 664-669

Krstić, R.V. (1976): Ultrastruktur der Säugetierzelle. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York

Kryzanovsky, S.G. (1934): Die Pseudobranchie (Morphologie und biologische Bedeutung). Zool. Jb. 58, 171-238

Kuhn, G. (1983): Mikroskopische Anatomie des Verdauungstraktes der Goldorfe (Leuciscus idus L.). Vet. med. Diss., Ludwig-Maximilians-Universität München

Kuhn, O., Koecke, H.U. (1956): Histologische und cytologische Veränderungen der Fischkieme nach Einwirkung im Wasser enthaltener schädigender Substanzen. Z. Zellforsch. 43, 611-643

Kuiper, T. (1907): Untersuchungen über die Atmung der Teleostier. Arch. ges. Physiol. 117, 2-117

Ladiges, W., Vogt, D. (1979): Die Süßwasserfische Europas bis zum Ural und Kaspischen Meer. Parey Verlag Berlin, Hamburg

Laguesse, E. (1906): Les "Stäbchendrüsenzellen" (M. Plehn) sont des sporozoares parasites. Anat. Anz. 28, 414-416

Laurent, P., Dunel, S. (1976): Functional organisation of the teleost gill. I. Blood pathways. Acta zool. (Stockh.) 57, 189-209

Laurent, P., Dunel, S. (1980): Morphology of gill epithelia in fish. Am. J. Physiol. 238, R147-R159

Leiner, M. (1938): Die Physiologie der Fischatmung
Akad. Verlagsgesellschaft, Leipzig

Leiner, M. (1939): Die Augenkiemendrüse (Pseudobranchie) der Knochenfische. Experimentelle Untersuchungen über ihre physiologische Bedeutung.
Z. vergl. Physiol. 26, 416-466

Leino, R.L. (1974): Ultrastructure of immature, developing and secretory rodlet cells in fish.
Cell Tissue Res. 155, 367-381

Mann, H. (1981): Die Goldorfe (Leuciscus idus melanotus) im Fischtoxizitätstest.
Fisch u. Umwelt, Heft 9

Marchalonis, J.J. (1971): Isolation and partial characterization of immunoglobulins of goldfish (Carassius auratus) and carp (Cyprinus carpio).
Immunology 20, 161-173

Mattey, D.L., Moate, R., Morgan, M. (1978): Comparison of 'pseudobranch' type and 'chloride' type cells in the pseudobranch of marine, freshwater and euryhaline teleosts.
J. Fish Biol. 13, 535-542

Mattey, D.L., Morgan, M., Wright, D.E. (1979): Distribution and development of rodlet cells in the gills and pseudobranch of the bass, Dicentrachus labrax.
J. Fish Biol. 15, 363-370

Mattey, D.L., Morgan, M., Wright, D.E. (1980): A scanning electron microscope study of the pseudobranch of two marine teleosts.
J. Fish Biol. 16, 331-343

Maurer, F. (1931): Pseudobranchie, Epithelkörperchen und Nebenniere.
Morph. Jb. (Gegenbaur) 67, 1-54

Meinken, H. (1970): Labyrinthfische, Hechtköpfe, Stachelaale.
In Grzimeks Tierleben, Bd. 5, S.215-226 DTV München

Migdalski und Fichter (1978): Das große Buch der Süßwasser- und Meeresfische in Farbe.
Mosaikverlag GmbH München

Morgan, M., Tovell, P.W.A. (1973): The structure of the gill of the trout, Salmo gairdneri (Richardson).
Z. Zellforsch. 142, 147-162

Moroff, T. (1902): Über die Entwicklung der Kiemen bei Knochenfischen.
Arch. Mikrosk. Anat. Entw. Mech. 64, 189-213

Morrison, C.M. (1979): A dense cell in the epithelium of the gill lamellae of the brook trout, Salvelinus fontinalis (Mitchill).
J. Fish Biol. 15, 601-605

Morrison, C.M. and P.H. Odense (1978): Distribution and morphology of the rodlet cell in fish.
J. Fish Bd. Can. 35, 101-116

Mott, J.C. (1951): Some factors affecting the blood circulation in the common eel, Anguilla anguilla.
J. Physiol. 114, 387-398

Müller, H. (1983): Fische Europas.
Neumann Verlag Leipzig

Müller, J. (1839): Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. III.
Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin, 175-304

Muir, B.S. (1969): Gill dimensions as a function of fish size.
J. Fish. Res. Bd. Can. 26, 165-170

Muir, B.S. (1970): Contribution to the study of blood pathways in teleost gills.
Copeia 1, 19-28

Muir, B.S. and G.M. Hughes (1969): Gill dimensions for three species of tunny.
J. exp. Biol. 51, 271-285

Muir, B.S. and J.T. Kendall (1968): Structural modifications in the gills of tunas and some other oceanic fishes.
Copeia 2, 388-398

Munshi Datta, J.S. (1964): Chloride cells in the gills of freshwater teleosts.
Quart. J. Micr. Sci. 105, 79-89

Munshi Datta, J.S. and G.M. Hughes (1981): Gross and fine structure of the pseudobranch of the climbing perch, Anabas testudineus (Bloch).
J. Fish Biol. 19, 427-438

Munshi Datta, J.S. and B.N. Singh (1968): On the micro-circulatory system of the gills of certain freshwater teleostean fishes.
J. Zool. 154, 365-376

Muus, B.J. (1981): Bestimmungsbuch Süßwasserfische Europas.
BLV-Verlagsgesellsch. München, Wien

Negus, V.E. (1963): The function of mucus.
Acta oto-laryng. 56, 204-214

Newstead, J.D. (1964): Morphological changes in "chloride cells" in the gills of the sculpin, Oligocottus maculosus after transfer from seawater to freshwater.
J. Cell Biol. 23, 66 A

Newstead, J.D. (1967): Fine structure of the respiratory lamellae of teleostean gills.
Z. Zellforsch. 79, 396-428

Newstead, J.D. (1971): Observations on the relationship between "chloride-type" and "pseudobranch-type" cells in the gills of a fish, Oligocottus maculosus.
Z. Zellforsch. 116, 1-6

Olson, K.R. (1983): Effects of perfusion pressure on the morphology of the central sinus in the trout gill filament. Cell Tiss. Res. 232, 319-329

Parry, G. and F.G.T. Holliday (1960): An experimental analysis of the function of the pseudobranch in teleosts. J. exp. Biol. 37, 344-354

Pasztor, V.M. and H. Kleerekoper (1962): The role of the gill filament musculature in teleosts. Can. J. Zoology 40, 785-802

Pearse, A.G.E. (1977): The diffuse endokrine (paracrine) system: Feyrter's concept and its modern history. In: Verhandlungen der Deutschen Gesellschaft für Pathologie 61.Tagung. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York

Petrick, P. and O. Bucher (1969): A propos des "chloride cells" dans l'épithélium des lamelles branchiales du poisson rouge. Z. Zellforsch. 96, 66-74

Petukat, S. (1965): Über die arteriellen Gefäßstämme bei Teleostiern. Zool. Beiträge 11, 437-515

Philpott, C.W. (1980): Tubular system membranes of teleost chloride cells: osmotic response and transport sites. Am. J. Phys. 238, R171-184

Philpott, C.W. and D.E. Copeland (1963): Fine structure of chloride cells from three species of Fundulus. J. Cell Biol. 18, 389-404

Pisam, M. (1981): Membranous systems in the "chloride cell" of teleostean fish gill; their modifications in response to the salinity of the environment. Anat. rec. 1981, 200, 401-414

Pisam, M., Chrétien, M., Rambourg, A., Clermont, Y. (1983): Two anatomical pathways for the renewal of surface glycoproteins in chloride cells of fish gills.
Anat. Rec. 207, 385-397

Plehn, M. (1901): Zum feineren Bau der Fischkieme.
Zool. Anz. 24, 439-443

Plehn, M. (1906a): Über eigentümliche Drüsenzellen im Gefäßsystem und in anderen Organen bei Fischen.
Anat. Anz. 28, 192-203

Plehn, M. (1906b): Drüsenzellen oder Parasiten?
Anat. Anz. 29, 152-157

Rajbanshi, V.K. (1977): The architecture of the gill surface of the catfish, Heteropneustes fossilis (Bloch): SEM study.
J. Fish Biol. 10, 325-329

Randall, D.J. (1970): The circulatory system.In Fish Physiology.
Acad. Press, New York, London 4, 133-172

Reichenbach-Klinke, H. (1970): Grundzüge der Fischkunde.
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart

Remane, A., Storch, V., Welsch, U. (1980): Systematische Zoologie
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York

Richards, B.D. and P.O. Fromm (1969): Patterns of blood flow through filaments and lamellae of isolated-perfused rainbow-trout (Salmo gairdneri) gills.
Comp. Biochem. Physiol. 29, S1063-1070

Riess, A. (1881): Der Bau der Kiemenblätter bei Knochenfischen.
Arch. f. Naturgesch. 47, 518-550

Roberts, R.J. (1978): The anatomy and physiology of teleosts.
In Fish Pathology, 13-54

Sardet, C., Pisam, M., Maetz, J. (1979): The surface epithelium of teleostean fish gills.
J. Cell Biol. 80, 96-117

Saunders, R.L. (1962): The irrigation of the gills in fishes. Can. J. Zool. 40, 817-862

Schmid, O. und H. Mann (1963): Einwirkung von Dodecylbenzolsulfonat auf die Kiemen von Forellen. Arch. Fischereiwissensch. 8, 54-78

Schulz, H. (1960): Die submikroskopische Morphologie des Kiemenepithels;in: Fourth Int. Conf. Electron Microscopy. Berlin 2, 411-426

Shirai, N., and S. Utida (1970): Development and degeneration of the chloride cell during seawater and freshwater adaption of the japanese eel, Anguilla japonica. Z. Zellforsch. 103, 247-264

Skidmore, J.F. (1970): Respiration and osmoregulation in rainbow trout with gills damaged by zinc sulphate. J. exp. Biol. 52, 481-494

Skidmore, J.F. and P.W.A. Tovell (1972): Toxic effects of zinc sulphate in the gills of rainbow trout. Wat. Res. 6, 217-230

Smit, G.L., Hattingh, J. and A.P. Burger (1979): Hämatological assessment of the effects of the anaesthetic MS 222 in natural and neutralized form in three freshwater fish species: interspecies differencies. J. Fish Biol. 15, 633-664

Solanki, T.G. and H. Benjamin (1982): Changes in the mucous cells of the gills, buccal cavity and epidermis of the nine-spined stickleback, Pungitus pungitus, induced by transferring the fish to the seawater. J. Fish Biol. 21, 563-575

Steen, J.B. and A. Kruysse (1964): The respiratory function of teleostean gills. Comp. Biochem. Physiol. 12, 127-142

Storck, H.A. (1932): Zur Homologiefrage der Teleostierpseudobranchie. Zool. Jb. (Anat) 55, 505-554

Straus, L.P. (1963): A study of the fine structure of the so-called chloride cell in the gill of the guppy, Lebistes reticulatus.
Physiol. Zoology 36, 183-198

Thélohan, P. (1892): Sur des sporozoaires indéterminés parasites des poissons.
J. Anat. Physiol. 28, 163-171

Threadgold, L.T. and A.H. Houston (1964): An electron microscope study of the chloride cell of Salmo salar L.
Exp. Cell Res. 34, 1-23

Van Dam, L. (1938): On the utilization of oxygen and regulation of breathing in some aquatic animals.
Dissertation, Gröningen; zitiert nach Randall, 1970

Van de Graaff, S. (1984): Die makroskopische Anatomie der Goldorfe.
Diss. rer. nat.,Ludwig-Maximilians-Universität München

Vickers, T. (1961): A study of the so-called chloride-secretory cells of the gills of teleosts.
Quart.J. of Microsc. Sci. 102, 507-518

Vickers, T. (1962): A study of the intestinal epithelium of the goldfish carassius auratus: its normal structure, the dynamics of cell replacement, and the changes induced by salts of cobalt and manganese.
Quart.J. of Microsc. Sci. 103, 93-110

Virabhadrachari, V. (1961): Structural changes in the gills, intestine and kidney of Etroplus maculatus (Teleostei) adapted to different salinities.
Quart. J. of Microsc. Sci. 102, 361-369

Vogel, W.O.P. (1978): Arteriovenous anastomoses in the afferent region of trout gill filaments, (Salmo gairdneri Richardson, Teleostei).
Zoomorphologie 90, 205-212

Vogel, W., Vogel, V., Kremers, H. (1973): New aspects of the intrafilamental vascular system in gills of a euryhaline teleost, Tilapia mossambica.
Z. Zellforsch. 144, 573-583

Vogel, W., Vogel, V., Pfautsch, M. (1976): Arterio-venous anastomoses in rainbow trout gill filaments; a scanning and transmission electron microscopic study.
Cell Tiss. Res. 176, 373-385

Vogel, W., Vogel, V., Schlote, W. (1974): Ultrastructural study of arterio-venous anastomoses in gill filaments of Tilapia mossambica.
Cell Tiss. Res. 155, 491-512

Weibel, E.R. and G.E. Palade (1964): New cytoplasmatic components in arterial endothelia.
J. Cell Biol. 23, 101-112

Weisel, G.F. (1973): Anatomy and histology of the digestive system on the paddle fish, Polyodon sphatula.
J. Morph. 140, 243-256

Welsch, U., Storch (1973): Einführung in die Cytologie und Histologie der Tiere.
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart

Wilson, J.A.F., Westerman, R.A. (1967): The fine structure of the olfactory mucosa and nerve in teleost Carassius carassius L.
Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 83, 196-206

Woskoboinikoff, M.M. (1932): Der Apparat der Kiemenatmung bei den Fischen. (Ein Versuch der Synthese in der Morphologie).
Zool. Jb. Anat. 55, 21-487

Wright, D.E. (1973): The structure of the gills of the elasmobranch, Scyliorhinus canicula L.
Z. Zellforsch. 144, 489-509

Zisweiler, V. (1976): Die Wirbeltiere Bd. I
Georg Thieme Verlag, Stuttgart

Herrn Professor Dr.Dr. habil. R. Hoffmann danke ich an dieser Stelle herzlich für die Überlassung des Dissertationsthemas, sowie für seine jederzeit hilfreich gewährte Unterstützung bei der Erstellung und Korrektur dieser Arbeit und für die guten Arbeitsbedingungen am Institut.

Danken möchte ich auch den Mitarbeitern des Instituts für Zoologie und Hydrobiologie, die mir bei der Durchführung dieser Arbeit behilflich waren. Besonderer Dank gilt Frau B. Klumpp für ihre Einweisung in die histologischen Arbeitsmethoden und Herrn Dr. W. Schäfer für die Betreuung am Elektronenmikroskop. Ferner danke ich Frau S. Eilmes für die Anfertigung der Ultradünnschnitte.

Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof.Dr. E. Dahme und Herrn Dr. A. Pospischil vom Institut für Tierpathologie der Tierärztlichen Fakultät der Universität München für ihre wertvollen Anregungen und Hinweise.

Herrn Seibt von der Bayerischen Landesanstalt für Wasserforschung möchte ich herzlich danken für die Entwicklung und Abzüge der zahlreichen Fotos.

Lebenslauf

Name	Theresia Katharina Fischer
Geburtstag und -ort	22.10.1957 in Kölbldorf
Landkreis	Schwandorf
Familienstand	ledig
Staatsangehörigkeit	deutsch
Glaubensbekenntnis	römisch-katholisch
Eltern	Josef Fischer, Landwirt und Kreszenz Fischer, geb. Mehrl

Ausbildung	Sept.1964 - Juli 1968 Volksschule Bruck, Sept.1968 - Juni 1977 Regentalgymnasium Nittenau (allgemeine Hochschulreife), Studium der Tiermedizin an der Universität München vom WS 77/78 bis WS 82/83; Abschluß mit dem Staatsexamen am 21.12.1982, Approbation als Tierarzt am 20.1.1983